

Morphologische und anatomische
Untersuchungen an Pflanzenresten
aus den Molteno-Schichten Südafrikas

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Rosemarie Eggert
aus Berlin

1960

Druck:
ERNST-REUTER-GESELLSCHAFT
der Förderer und Freunde der Freien Universität Berlin e. V.
DISSERTATIONS-DRUCKSTELLE
1 Berlin 33, Garystr. 45

**Morphologische und anatomische
Untersuchungen an Pflanzenresten
aus den Molteno-Schichten Südafrikas**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Rosemarie Eggert

aus Berlin



1. Referent: Professor Dr. sc. nat. Theo Eckardt
2. Referent: Professor Dr. phil. Max Richter

Tag der mündlichen Prüfung: 24. November 1966

Tag der Promotion:

14. Mrz. 1968

I n h a l t

=====

	Seite
Material und Methoden	1
Fossilien	1
Rezentes Material	4
Elektronenmikroskopie	5
Allgemeines zu den Zeichnungen	7
 PELTASPERMACEAE	 8
Lepidopteris stormbergensis (Seward) Townrow	8
Makroskopische Merkmale	8
Histologische und anatomische Merkmale	9
1. Elemente der Kutikula auf Achsen und Fiedern	9
2. Anhangsgebilde der Epidermis	11
a) Spaltöffnungsapparate	11
α) Lage und Verteilung	11
β) Räumlicher Bau	11
b) Papillen	13
c) Trichombasen	13
d) Drüsenköpfchen (?)	13
e) Kristallabscheidungen	14
Regeneration der Kutikularschichten (?)	15
Reste eines Pilzes (?)	16
 CORYSTOSPERMACEAE. Beitrag zur Kenntnis ihrer	
Pteridophyll-"Gattungen" und -"Arten" ...	18
I. Systematik und vergleichende Morphologie	
A. Taxonomie steriler Blätter	
1. Kurze Angaben zur Geschichte	18
2. Warum gibt es für einzelne Formen so viele	
Synonyme?	18
a) Mangelnde Auswertung mikroskopischer	
Merkmale	18
b) Varianten und Zwischenglieder erschweren die	
Abgrenzung von Gattungen und Arten	19

B. Vergleichende Morphologie der Pteridophylle

1. Zur Phylogenie einiger Blattmerkmale	20
2. Probleme bei der Homologisierung von Wedelteilen	21
3. Allgemeine makroskopische Merkmale der Wedel	22
4. Über Auswirkungen von Elementarprozessen	22
5. Bewertung von Blattmerkmalen	22
6. Zur Terminologie der Nervatur	23

C. Begründung für die Neuordnung verschiedener Formgattungen und -arten

1. <i>Xylopteris elongata</i> - Abgrenzung gegen <i>Dicroidiopsis spinifolia</i>	24
2. <i>Dicroidiopsis spinifolia</i> und <i>Dicroidiopsis incisa</i>	25
3. <i>Dicroidiopsis</i> und <i>Dicroidium</i> : Schwierigkeiten bei der Abgrenzung der Gattungen gegeneinander	
a) Vergleichende Untersuchungen über Fiederbau und Nervatur von <i>Dicroidiopsis incisa</i> und <i>Dicroidium odontopteroides</i>	25
b) <i>Dicroidium odontopteroides</i> : Studien zur Morphogenese der Mittelrippe	27
α) Entwicklungsstadien	27
β) Über das Prinzip der Mittelrippenbildung	27
γ) Wie ist der scheinbar monopodiale Aufbau der Nervatur in älteren Fiedern zu erklären?	28
δ) Durch welche Gewebearten können Leitbündel miteinander verbunden werden?	28
4. Abgrenzung von <i>Dicroidium</i> gegen <i>Johnstonia</i>	29
5. <i>Zuberia</i> und <i>Diplasiophyllum</i>	
a) Begründung für die Neufassung der Gattung <i>Zuberia</i>	30
b) <i>Zuberia tripinnata</i> , <i>Zuberia Feistmanteli</i> und <i>Diplasiophyllum Hughesi</i> : Über Merkmale, die auf eine Verwandtschaft der drei Formen untereinander hindeuten	30
6. Nebenadern	32
a) Was versteht man unter Nebenadern?	32
b) Zur Morphogenese der Nebenadern	32
α) Bei <i>Dicroidium odontopteroides</i>	32
β) Bei <i>Zuberia Feistmanteli</i>	33
c) Über eine Arbeitshypothese als Grundlage für die Untersuchungen zur Nebenader-Genese	34
d) Zusammenfassung	35

II. Gemeinsame histologische und anatomische Merkmale der Pteridophylle

1. Elemente der Kutikula auf Achsen und Fiedern	35
2. Anhangsgebilde der Epidermis	36
a) Spaltöffnungsapparate	36
α) Lage und Verteilung	36
β) Räumlicher Bau	37
γ) Artefakte	37
δ) Vergleiche mit rezenten Cycadeen	38
ϵ) Diskussion zum Bauplan	39
b) Papillen	41
c) Drüsenschuppen (?)	42

III. Diagnosen der einzelnen Gattungen und Arten

1. Genus <i>Xylopteris</i> Frenguelli.....	43
<i>Xylopteris elongata</i> (Carruthers) Frenguelli	43
2. Genus <i>Dicroidiopsis</i> Frenguelli	45
<i>Dicroidiopsis spinifolia</i> (Tenison-Woods) Eggert, comb. nov.	45
<i>Dicroidiopsis spinifolia</i> (Jones & Jersey) subsp. <i>gracilis</i> Eggert, subsp. nov.	46
<i>Dicroidiopsis incisa</i> (Du Toit) Frenguelli	47
3. Genus <i>Dicroidium</i> Gothan	48
<i>Dicroidium odontopteroides</i> (Morris) Gothan	48
4. Genus <i>Zuberia</i> Frenguelli	49
<i>Zuberia tripinnata</i> (Jones & Jersey) Eggert, comb. nov.	50
<i>Zuberia superba</i> (Shirley) Eggert, comb. nov.	50
<i>Zuberia Feistmanteli</i> (Johnston) Frenguelli	52

Vergleichende Untersuchungen an Spaltöffnungsapparaten rezenten Cycadeen	53
Untersuchungsziel	53
<i>Ceratozamia mexicana</i> Brongn.	55
<i>Encephalartos altensteinii</i> Lehmann	57
<i>Dioon edule</i> Lindley	59
<i>Cycas revoluta</i> Thunberg	61
<i>Cycas circinalis</i> Linnaeus	62

CZEKANOWSKIALES

Czekanowska spec.	64
Zusammenfassung	67
Literaturverzeichnis	70
Erklärungen zu den Abbildungen und Tafeln	77

Material und Methoden

=====

Fossilien :

Das fossile Material ist inkohlt und stammt aus den Molteno-Schichten des Umkomaas-Wasserfalls, Natal, Südafrika. Alter der Pflanzenreste: Mittlere Trias. Genaue Orts- und Altersangaben dieser klassischen Fundstelle sind den Arbeiten von Thomas (1933), Du Toit (1956) und Townrow (1957) zu entnehmen. Aus der umfangreichen Sammlung der Großfossilien wurden nur Blattreste bearbeitet. Zur anatomischen und histologischen Untersuchung stehen die kutinisierten Außenschichten der Epidermis und die Kutikula zur Verfügung. Die kutikularschichten bestehen nur noch aus einer porösen bis krümeligen Kutinmasse, der keinerlei Informationen mehr über den ehemaligen Bau der Epidermisaußenwand abzugewinnen sind. Der Einfachheit halber wird in den Beschreibungen von "Epidermis" und von "Zellen" gesprochen: Natürlich sind die Elemente der Epidermis nur noch in Form ihres Abdrucks in der Kutikula zu beobachten.

Für die Untersuchung der Kutikulen in Aufsicht wird das inkohlte Mesophyll mit Hilfe der Mazerationsmethode herausgelöst, siehe Jurasky (1931), Kräusel (1950), Gothan/Weyland (1964). Als Mazerationsmittel dient Schulze's Gemisch.

Die Durchsicht der (erreichbaren) Literatur über die Peltaspermaeen und Corystospermaceen der südlichen Hemisphäre ergab, daß die betreffenden Kutikulen bisher nur im ungefärbten Zustand und nur in Flächenansicht studiert worden sind.

Es hat sich jedoch als nützlich erwiesen, einen Teil der Kutikulen anzufärben. Die verschiedenen Strukturen nehmen die Farbstoffe ungleich stark auf. Dadurch werden Einzelheiten sichtbar, die man im ungefärbten Präparat nur undeutlich oder gar nicht sehen kann. Zum Färben wurde wässrige Gentianaviolett-Lösung und alkoholische Malachitgrün-Lösung verwendet.

Das Einbetten der Objekte erfolgt - möglichst plan - in Glyceringelatine (nach Kaiser) zwischen zwei 5 mm langen Deckgläsern. Die Deckgläser werden mit Hilfe von Resafilm auf einem Objektträger befestigt. Dieses Verfahren hat gegenüber der Einbettung zwischen Objekt-

träger und Deckglas den vorteil, daß man die Kutikulen sowohl von der Innenseite als auch von der Außenseite her beobachten kann. Das hat sich insbesondere zur Erforschung des Bauplanes der Spaltöffnungsapparate bewährt.

In der Aufgabenstellung dieser Arbeit war ursprünglich nur vorgesehen, die Kutikulen - wie üblich - in Aufsicht zu untersuchen. Aber durch das Anfärben der Objekte ergab sich ein unvorhergesehenes Problem, das gedanklich nicht zu lösen war: An allen Spaltöffnungsapparaten wurden immer zwei Stellen ganz besonders intensiv gefärbt: 1. eine Zone längs der Spalte, 2. der Bereich, in dem man den distalen Teil der Schließzellendorsalwand vermutet. Hier konnte nur durch Mikrotomschnitte Klarheit geschaffen werden.

Potonié (1921) und Florin (1933) war es gelungen, inkohlte mesozoische Blattreste mit Hilfe des Paraffinverfahrens zu schneiden. Sie hatten jedoch sehr gut erhaltenes Material zur Verfügung. Potonié hat die mazerierten Kutikulen, Florin die unvorbehandelten Stücke eingebettet. Beide Methoden erwiesen sich jedoch für die Umkomaas-Pflanzen als unbrauchbar, weil die Objekte zu schlecht erhalten und brüchig waren. Selbst das Einweichen der angeschnittenen Paraffinblöcke in Detergentien (Johansen 1940) hatte keinen Erfolg, ebenso wenig wie das Bestreichen der Schnittfläche mit Kollodium vor dem Hindurchführen des Messers (Lee/Mayer 1901). Erst mit Hilfe der Resafilm-Methode von Rydberg (1955) und Ziesmer (1957) gelang es, brauchbare Schnitte zu erhalten. Allerdings war das Verfahren für 7 x 10 cm große Objekte erarbeitet worden, und hier galt es, Stücke von höchstens 20 μ Dicke zu schneiden. Der größte Vorteil dieser Methode ist, daß sich die Schnitte nicht zusammenschieben können, und die Objekte dadurch weitgehend vor dem Zerbrechen geschützt werden. Doch reichten die Vorsichtsmaßnahmen mit Resafilm allein für die Fossilien noch nicht aus.

Die neue Technik wird im folgenden beschrieben: Die inkohltten Reste werden von der Gesteinsunterlage abgelöst und nur so lange mit Schulze's Gemisch behandelt, bis die schwarze Farbe in eine dunkelbraune übergeht. Die Objekte gründlich waschen, über die aufsteigende Alkoholreihe entwässern und über Benzol in Paraffin einbetten. Es empfiehlt sich, wegen der Kleinheit der Objekte 10 und mehr Stücke nebeneinander einzubetten und zwar senkrecht zur Schnittebene. Das ge-

lingt mit Hilfe zweier heißer Pinzetten. Den Block in der Breite des Tesafilms (Hersteller: Beiersdorf, Hamburg) zuschneiden: also 1,2 cm breit. Er darf auf keinen Fall an den Rändern überstehen. Geschnitten wird im Schlittenmikrotom mit einem A-Messer (Firma R. Jung, Heidelberg). Um den Druck auf die Objekte so niedrig wie möglich zu halten, muß das Messer so schräg stehen, daß das hintere Ende der Schneide beim Hindurchführen gerade noch die linke vordere Kante des Blockes trifft. Serienschritte werden nach der Methode von Palmgren (1954) auf das Tesaband gesetzt. Die Tesabänder mit der Schnittseite nach oben auf Objektträger legen und an den Seiten mit Tesafilm auf dem Glas befestigen. Die Bänder vorher - mit Kugelschreiber auf der Klebefläche - beschriften und die Schrift beim Befestigen gleich mit überkleben, damit sie im anschließenden Säurebad erhalten bleibt. Die Objektträger kommen für wenige Tage in eine Mischung aus 25 %-iger HNO_3 + wenig KClO_3 . Anschließend mit 10 %-igem Ammoniak behandeln und gut waschen. Für die Kutikulen der Corystospermaceen ist diese Prozedur nach dem Schneiden nicht nötig, will man nur die Spaltöffnungsapparate untersuchen. Für diesen Zweck ist das Mesophyll durch die Vorbehandlung der Objekte bereits genügend aufgehellt worden. Die Bauverhältnisse an den Spaltöffnungsapparaten von *Lepidopteris stormbergensis* sind wesentlich komplizierter: Hier stört das Mesophyll erheblich und muß weggelöst werden. Zu diesem Zweck wird die Behandlung mit Säure und Base so lange wiederholt, bis alle Mesophyllreste verschwunden sind. Zum Nachweis der Kutikularschichten müssen von allen fossilen Arten ein paar Schnittbänder vollständig von inkohlten Partikeln befreit werden.

Die Schnitte haften wegen ihrer geringen Größe nicht mit Hilfe von Eiweißglycerin auf dem Objektträger. Deshalb müssen sie vor dem Einbetten in ein filmartiges Medium überführt werden. Palmgren (1954) und Albert/Linder (1960) empfehlen für empfindliche Schnitte Celloidinlösung als Medium. Dieses Verfahren konnte nicht angewendet werden: Wie konzentriert oder verdünnt die Celloidinlösung auch immer über den Schnitten ausgestrichen wurde, es bildeten sich beim Trocknen stets mikroskopisch feine Risse. Die Filme wurden beim Ablösen unbrauchbar. (Möglicherweise hat die Klebefläche des von den genannten Autoren benutzten "cello-tape" eine andere chemische Zusammensetzung als die des deutschen Tesafilms).

Anstelle von Celloidin hat sich Zaponlack gut bewährt: Das Wasser wird von den Schnitten durch mehrfaches Eintauchen in immer wieder frisches Aceton entfernt. Ehe das Aceton verfliegen ist, die Schnitte mit Zaponlack überstreichen. Den Zaponlack sparsam verwenden, sonst wirft er beim Trocknen Blasen. Nach dem Trocknen die Tesabänder von der Befestigung losschneiden und in Xylol legen. Die Zaponlackfilme gründlich mit Xylol waschen und mit der Schnittseite nach oben vorsichtig auf einen mit Xylol übergossenen Objektträger ziehen. Es passen je zwei der 1,2 cm breiten Filme auf einen Objektträger. Die Filme schnell in Malinol (Hersteller: Chroma-Gesellschaft, Stuttgart) einschließen.

Rezentes Material :

Bei dem rezenten Vergleichsmaterial ist ein Brechen der Objekte nicht zu befürchten. Daher werden gleich die nach der Methode von Kisser (1931) isolierten Kutikulen der Cycadeen in Paraffin eingebettet. Geschnitten wird ebenfalls mit Hilfe von Tesafilm. Das anschließende Säurebad + Ammoniakbehandlung entfallen. Überführung der Schnitte auf einen Zaponlackfilm wie oben beschrieben.

Für die Untersuchung der ganzen Cycadeen-Spaltöffnungsapparate wurden die zerschnittenen Fiedern drei Tage in dem Fixiergemisch FAA (Formol-Essigsäure-Alkohol) (siehe Sass 1951) belassen. Damit alle fossilen und rezenten Objekte unter den gleichen Bedingungen studiert werden können, sind auch die Schnitte durch die Fiedern nach der erwähnten Methode hergestellt worden. Vor dem Bestreichen mit Zaponlack wurden die Tesafilmbänder für einige Minuten in eine 1 %-ige wässrige Kallichromlösung getaucht. Dabei färben sich alle verholzten Teile der Zellwände hellgrün, alle unverholzten violett.

Die rezenten und fossilen Kutikulen sind sowohl im normalen Lichtmikroskop (der Firma Zeiss, Jena) als auch mit Phasenkontrasteinrichtung untersucht worden. Die besonderen Vorzüge der Phasenkontrastmikroskopie sind bei Berendt (1964) ausführlich geschildert und brauchen daher hier nicht weiter erläutert zu werden.

Die Lichtmikroskopischen Aufnahmen wurden mit Hilfe der Leitz-Aristophot-Kamera angefertigt.

Elektronenmikroskopie :

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden die Kutikulen der rezenten Cycadeen auf die gleiche Art isoliert wie für die lichtoptischen (siehe S. 4). Dabei muß jedoch äußerst vorsichtig verfahren werden, denn für die späteren Arbeitsgänge werden möglichst große, zusammenhängende Stücke benötigt. Nach dem Entwässern in der aufsteigenden Alkoholreihe sind die Kutikulen zwei Tage in absolutem (unvergälltem) Alkohol zu belassen.

Als Einbettungsmittel dient Plexiglas. Das Einbettungsmedium darf nicht zu hart sein, denn die Objekte sind sehr zart. Andererseits ist zu beachten, daß das Gemisch durch die Hitze der Lichtquellen am Präpariermikroskop schon nach einer weile weicher wird. Als bestes Mischungsverhältnis hat sich 1 Teil Methacrylsäuremethylester + 9 Teile Methacrylsäurebutylester erwiesen. (Die Mischung dieser beiden Komponenten wird als "Acrylat" bezeichnet).

Einführung des Intermediums: Aus dem absoluten Alkohol werden die Objekte nacheinander in folgende Mischungen gelegt:

Acrylat + Alkohol absolut.	1 : 3	(1 Stunde)
" + " "	1 : 2	(1 Stunde)
" + " "	1 : 1	(1 Stunde)
" + " "	2 : 1	(1 Stunde,
Acrylat rein		(über Nacht)
Acrylat + 4 % Härter		(2 Stunden)

Dann die Kutikulen in eine frische Mischung der gleichen Zusammensetzung bringen und in eine Gelatine kapsel einfüllen. (Härter = Perkadox PDB 50 [Wirkstoff 2,4 Dichlorbenzoylperoxyd] - Hersteller: Oxydo Gesellschaft, Emmerich/Rh.).

Bettet man so viele Objekte in einer kapsel ein, daß nachher etwa 3 - 4 stücke in einer pyramiden"spitze" von $(100\mu)^2$ liegen, ist die aussicht auf gute ausbeute an schnitten gering: Der abstand zwischen zwei spaltöffnungsapparaten von *Cycas circinalis* beträgt durchschnittlich 200μ . Bei einer schnittdicke von $900 \text{ \AA}$ kann man sich ausrechnen, wieviele unbrauchbare schnitte abfallen, wenn man in das feld zwischen zwei spaltöffnungsapparaten gerät. Nach den entsprechend eingetretenen mißerfolgen ist das verfahren dahin abge-

wandelt worden:

Nur große Stücke der Spaltöffnungsapparate führenden Kutikulen der Fiederunterseiten weiterverwenden. Von diesen so viele wie möglich - flach liegend - auf einem Objektträger übereinander-schichten. Dabei muß das Kutikulenpaket ständig mit Flüssigkeit benetzt werden, es darf keinesfalls austrocknen. An einer Schmalseite beginnend, das Paket vorsichtig aber so fest wie möglich mit Hilfe zweier Pinzetten aufrollen. Die Rolle muß dabei stets mit einer Pinzette auf die Unterlage gedrückt werden, damit sie nicht zurückschnellen kann. Eine Gelatine kapsel von 3 mm $\varnothing$ mit Flüssigkeit füllen und die fertige Rolle hineinschieben. Mit einer feinen Pinzette in die Mitte der Rolle fahren und die einzelnen Lamellen noch an die Kapselwand anpressen. Dadurch liegen nachher die dichtesten Kutikulenpakete am Rande. Die Kapsel kommt für 24 Stunden bei 45° C in den Thermostaten und nach dem Ablösen der Gelatinemasse mit heißem Wasser noch für eine halbe Stunde in den Kühlschrank.

Das Zuschneiden der Pyramide erfolgt nach der Methode von Huber ... Ziegenspeck (1956). Normalerweise werden die Objekte für die Elektronenmikroskopie kräftig gefärbt und lassen sich daher im Einbettungsmedium leicht wiederfinden. Auch Kutinschichten werden vorher mit Fixiergemischen behandelt, um eine ausreichende Kontrastierung zu erhalten. Die Kutikulen erscheinen im elektronenmikroskopischen Bild $\pm$ dunkel, wenn sie mit Sublimat (Schnepf 1959) oder mit einem Chromosmiumsäure-Gemisch (Hilkenbäumer 1958) fixiert werden.

Hier wird jedoch auf eine derartige Vorbehandlung verzichtet aus folgenden Gründen:

Bei *Cycas circinalis* soll festgestellt werden, ob sich Dünnstellen oder Hohlräume im Kutinkeil zwischen Schließzelle und lateraler Nebenzelle befinden. Deshalb ist unbedingt zu vermeiden, daß im elektronenmikroskopischen Bild Strukturen erscheinen, die durch $\pm$ starke Einlagerung der Moleküle des Fixierungsmittels in die einzelnen Komponenten der Kutikula hervorgerufen werden. Nach Bringmann/Kühn (1955) erfolgt bei der Durchstrahlung der ungefärbten Kutikula im Elmiskop "... die reine Darstellung der Massendicke des Cutins. Auf den elektronenmikroskopischen Aufnahmen kann man mithin aus den Ab-

stufungen der Schwärzungen die unterschiedlichen Dickenverhältnisse des Kutins ersehen."

Beim Zuschneiden der Pyramide macht sich das Fehlen einer Stückfärbung allerdings sehr unangenehm bemerkbar. Die nur 2 - 3 μ dicken, gelblich-durchscheinenden Kutikulen sind im Plexiglas kaum wiederzufinden. Man stellt daher vor das Präpariermikroskop und an die beiden Seiten je eine kräftige Lichtquelle. Der angeschnittene Plexiglaszylinder wird so lange auf dem Präpariertisch verschoben, bis an einer Stelle von 100 μ x 100 μ genügend dicht gelagerte Kutikulen gefunden werden: Fällt das Licht streifend auf diese Fläche, erscheinen die Kutikulen wie dicht nebeneinanderliegende Rippeln eines Wattenmeeres. Bis diese Fläche als Pyramide fertig zugeschnitten ist, darf man das Ganze nicht aus den Augen lassen, sonst bleibt alle Mühe umsonst.

Das beste Ergebnis dieser Technik sind maximal 19 (!) sauber getroffene Objekte von 2 - 3 μ Dicke auf einer Schnittfläche von (100 μ)². Die enge Lage der Objekte ist z.B. auf Taf. VI, Fig. 4 erkennbar.

Farbe der Schnitte: gold (bis silber). Schnittdicke also ca. 900 Å. Mikrotom: Leitz-Ultramikrotom nach Fernández-Morán. Es wurden Glas- und Diamantmesser benutzt. Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen wurden mit dem Elmiskop II, 60 KV im Institut für Elektronenmikroskopie des Fritz-Haber Instituts der Max-Planck-Gesellschaft hergestellt.

Allgemeines zu den Zeichnungen :

Die Zeichnungen sind mit Hilfe eines Leitz-Zeichenprismas angefertigt worden. So weit wie möglich sind die Abbildungen genormt: Die Flächenansichten der fossilen und rezenten Spaltöffnungsapparate erscheinen alle in 600-facher Vergrößerung. Die Schnitte durch die Kutikulen der rezenten Cycadeen sind entsprechend ebenfalls 600-fach vergrößert. Da es aber bei den Fossilien schwierig ist, die einzelnen Strukturen der deformierten Spaltöffnungsapparate richtig zu erkennen, sind sie so groß wie möglich, also x 900 abgebildet worden. Da die Schnitte durch die ganzen Cycadeen-Spaltöffnungsapparate nur ein Bild von der Lage der einzelnen Zelltypen vermitteln sollen, genügt eine 400-fache Vergrößerung vollkommen.

PELTASPERMACEAE

Lepidopteris Schimper, *Traité de Paléontologie végétale* vol. 1, Paris (1869).

In dem Werk von Schimper steht die Gattung bei den Filicinae. Harris (1932, S. 58) reiht sie in die Thinnfeldia-Serie ein. Er vermutet, daß *Lepidopteris* zu den Pteridospermen gehört, läßt aber die Frage noch weitgehend offen, da die ♀ Fruktifikationsorgane noch nicht genügend bekannt waren. Zimmermann (1959, S. 392) stellt die Peltaspermaceen als Anhang in die noch nicht vollständig bekannte Ordnung der Nilssoniales innerhalb der Cycadopsida.

Aus der Trias der südlichen Hemisphäre sind zwei *Lepidopteris*-arten bekannt: *L. madascariensis* Carpentier und *L. stormbergensis* (Seward) Townrow.

Lepidopteris stormbergensis (Seward) Townrow, *Avh. Norske vidensk.-*
=====

Akad. Oslo, I, Math.-nat. Kl. Nr. 2 (1956), S. 1.

Abb. 1 - 6; Taf. I, Fig. 1 - 3; Taf. IV, Fig. 2.

Liste der Synonyme vergleiche Townrow (1956).

Makroskopische Merkmale:

In der Sammlung vom Umkomaas-Wasserfall befinden sich drei Fragmente von *L. stormbergensis*. Taf. I, Fig. 1 zeigt ein Stück eines zweifach gefiederten Wedels. Hier sind auch Zwischenfiedern erkennbar. Das Vorhandensein von Zwischenfiedern wird als charakteristisches Merkmal für die ganze Gattung angesehen, siehe Thomas (1933), Frenquelli (1943), Townrow (1956, 1960). Die Angaben der genannten Autoren beziehen sich aber nur auf Zwischenfiedern erster Ordnung. In einigen Fällen können wir aber bei *L. stormbergensis* auch eine beginnende Zwischenfiederbildung zweiter Ordnung beobachten:

Für gewöhnlich ist an den Rändern der länglichen, nach oben hin schmaler werdenden Sekundärfiedern nur eine ⁺ tiefe Kerbung zu erkennen. Nur das unterste, an der Rhachiola herablaufende Segment wird zuweilen als Tertiärfieder ausgebildet (Taf. I, Fig. 1, Pfeil 2). Zu einer vollständigen Umbildung einer Tertiärfieder zu einer Zwischenfieder 2. Ordnung kommt es jedoch nicht.

Mit der einfachen Beschreibung ist das Merkmal "Zwischenfiedern und deren Vorstufen" bei *Lepidopteris stormbergensis* noch nicht genügend behandelt: Wir können feststellen, daß Zwischenfieder- und Nebenaderbildung auf das engste miteinander zusammenhängen. Wir haben hier eine, selten zwei Nebenadern vom einseitig basiskopen Typ (vgl. S.35 ff). So lange die Nebenader noch durch Blattparenchym mit der Fiederspreite verbunden ist, der basiskope Teil der Lamina also nur an der tragenden Achse "herabläuft", ist die Zwischenfiederbildung unvollständig: z.B. auf Fig. 1, Taf. I: a) unvollständige Zwischenfiederbildung 1. Ordnung (Pfeil 1), b) unvollständige Zwischenfiederbildung 2. Ordnung (Pfeil 2). Wird hingegen das von der Nebenader innervierte Segment abgetrennt, entsteht eine echte Zwischenfieder (z.B. an den Pfeilen 3 und 4).

Die Übergipfelungsform des Wedels ist katadrom. Die Sekundärfiedern sind an der ganzen Breite ihrer Basis mit der Rhachiola verwachsen. Ihre Nervatur ist durch pendelnde Anisotomie fiedrig. Auch die Gabeläste der Seitennerven erster Ordnung sind durch Anisotomie entstanden (Abb. 1 A, B). In Sekundärfiedern mit fast glattem oder nur schwach gekerbtem Rand sind die Seitennerven erster Ordnung oft nur einmal gegabelt (Abb. 1 A). Dennoch können wir meistens schon erkennen, daß es sich dabei um eine anisotome Gabelung handelt: Einer der beiden Äste ist deutlich gefördert.

Histologische und anatomische Merkmale :

1. Elemente der Kutikula auf Achsen und Fiedern

(Zur Terminologie siehe Arbeitsgruppe "Cuticulae" [1964]).

Auf Ober- und Unterseiten von Achsen und Fiedern ist die Kutikula gleich ausgebildet.

a) Kutikula der Fiedern:

α) Zwischen den Nerven:

Zellform: polyedrisch bis unregelmäßig.

Zellanordnung: Zellen ungleichartig, Zellanordnung vollkommen unregelmäßig.

β) Im Bereich der Nerven:

Zellform: länglich-polyedrisch bis rechteckig.

Zellanordnung: Zellen teilweise in Reihen angeordnet.

b) Kutikula der tragenden Achsen:

Zellform: länglich-polyedrisch bis rechteckig.

Zellanordnung: Zellen zumeist in Reihen liegend.

c) Nahtzone:

Beiderseits der Kontaktlinie zweier Zellen Verstärkung der Kutikula keilförmig nach innen, Ausbildung eines "negativen Retikulums".

Naht in Aufsicht wallartig, im Querschnitt keilförmig. Wall unregelmäßig breit, kleinwellig gebogen (Abb. 1 F; 2 B). Auf den Achsen ist der Wall bisweilen auch unregelmäßig knotig (Abb. 5 B), in der Regel aber ebenso gestaltet wie auf den Fiedern. "Kontaktlinie" im Oberflächenpräparat stets deutlich, im Querschnitt nie erkennbar. Die Mittellinie des Walls ist somit nur der Kamm (siehe auch S.36). Zuweilen ist der Kamm (durch den Druck des Deckgesteins auf die eingebetteten Fossilien) zur Seite gepreßt worden.

Die Periklinalwände der Achsen-Zellen weisen eine kräftige Kutikularstreifung auf (Abb. 5 A, B), die der Zellen in den Fiedern zumeist nur eine recht schwache.

Lepidopteris stormbergensis hat Kutikularschichten. Die Zellulosebestandteile der Epidermisaußenwand sind durch den Inkohlungsprozess zerstört worden. Zurückgeblieben ist eine poröse, ca. 2μ dicke Kutinmasse unterhalb der homogenen Kutikula. Aus diesem Grund erscheint die Kutikula in Aufsicht bei tiefster Einstellung der Mikrometerschraube von der Innenseite zerklüftet und in viele polygonale bis abgerundete, $\frac{1}{2}$ tiefe Rinne und Löcher aufgeteilt wie eine Karstlandschaft (Abb. 2 A; 6 A). Auch in den Schnitten sind die Kutikularschichten oft zu sehen. Sie liegen stets deutlich von der Kutikula abgetrennt. Vielfach sind sie jedoch durch das viele Waschen und die Vorbehandlung der Objekte für die Paraffineinbettung weggeschwemmt worden. Natürlich sagt die Stärke der porösen Kutikularschicht nichts darüber aus, wie mächtig der kutininkrustierte Teil der Epi-

dermisaußenwand ursprünglich gewesen ist: Die feinen Kutinlamellen sind ja zu einem Paket zusammengedrückt worden. Nach Barthel (1962) ist das Vorkommen von Kutikularschichten bisher bei keiner Pteridosperme nachgewiesen worden. Die Peltaspermaceae zeigen in ihren vegetativen Teilen noch Pteridospermencharakter; die Weiterentwicklung ihrer Blattmerkmale hat mit der Phylogenie ihrer reproduktiven Organe nicht Schritt gehalten. Der Nachweis von Kutikularschichten ist daher um so interessanter, da dies den Pteridospermen gegenüber als progressives Merkmal zu werten ist.

2. Anhangsgebilde der Epidermis

a) Spaltöffnungsapparate:

α) Lage und Verteilung:

Schließzellen unter die Oberfläche der Epidermis eingesenkt. Die tragenden Achsen und die Fiedern sind amphistomatisch. Ihre Spaltöffnungsapparate liegen unregelmäßig angeordnet und gerichtet (Abb. 1 C). Anzahl der Spaltöffnungsapparate auf Ober- und Unterseite annähernd gleich.

β) Räumlicher Bau:

Lage der Schließzelle zwischen den Kanten K und Kn (Abb. 5 C, D). Kn sieht man im Oberflächenpräparat (Abb. 6 B) nicht. Es ist eine, durch den Fossilisationsprozess hervorgerufene Knickstelle, die den Übergang von Dorsal- zur Ventralwand markiert (Abb. 5 C, D; 6 E). Die Kutinisierung von Dorsal- und Ventralwand ist durch den Druck des Deckgesteins in eine Ebene gepreßt worden (Abb. 6 E). Die Flächenpräparate geben dadurch ein völlig falsches Bild von der Begrenzung der Spalte: An allen Apparaten erscheint die Spalte - wie auf Abb. 6 B gezeigt - von einer leistenartigen Verdickung eingefasst zu sein. Die Erklärung für dieses Phänomen ergibt sich aus den Querschnitten (Abb. 6 C, D, E, F). Direkt unterhalb der Knickstelle Kn (Abb. 5 C, D) teilt sich die proximale Partie der Ventralwand in zwei "Hörnchen" auf, von denen eines an der Ventralwand weiterverläuft. Das andere bildet einen leistenartigen Vorsprung, der die äußere Atemhöhle verengt und damit einen Vorhof abgrenzt. Es könnte hier in bezug auf die eben geschilderten Einzelheiten ein ähnlicher

Bauplan vorgelegen haben, wie ihn Florin (1931, S. 112, Abb. 26 i) von *Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Sieb. und Zucc. zeichnet. Während des Fossilisationsprozesses sind die beiden Hörnchen nun in eine Ebene gepreßt worden, so daß sie übereinanderliegen (Abb. 6 G, D, E, F). Die Kutikula erscheint in Aufsicht daher in diesem Bereich verdickt. Townrow hat die Einfassung der Spalte in seinen hypothetischen Schnitten (1956, Abb. 4 C, E, G) einfach als Verdickung angegeben. Aber das ist eben falsch. - Wir könnten an Hand der Mikrotomschnitte auch das richtige Aufsichtsbild rekonstruieren, so wie es der Spaltöffnungsapparat hätte bieten müssen, wäre er unverändert erhalten geblieben: Die Einfassung der Spalte muß hell erscheinen (durch die zartwandige Vorhofleiste, vgl. Abb. 5 C, D). Senkrechte Kanten erscheinen im Flächenbild erfahrungsgemäß dunkel (vgl. das Kapitel über die rezenten Cycadeen): Also muss die Senkrechte bei Kn (= Kutinisierung der Ventralwand) in Aufsicht als dunkler Saum neben der hellen Einfassung der Spalte liegen. Dann folgt in seitlicher Richtung die (helle), dünnwandige proximale Partie der Dorsalwand. Eine Rekonstruktionszeichnung erübrigt sich: Wir kennen dieses Bild schon von einigen Spaltöffnungsapparaten der *Corystospermaceen* (vgl. Abb. 12 C; 14 D; 16 E; 17 D). Nur liegt den Flächenansichten der letztgenannten ein anderer Bauplan zugrunde (vgl. S. 36).

Die vier bis acht Nachbarzellen sind kranzförmig angeordnet und bilden eine Öffnung über den Schließzellen. Diese Öffnung wird jedoch weitgehend verschlossen, da die Nachbarzellen stark verdickte Innenwände besitzen und meistens noch je eine dicke Papille vorwölben (Abb. 1 F; 6 B). Dieser Bauplan, der schon von Thomas (1933) und Townrow (1956, 1960) ermittelt worden ist, gilt auch für die Spaltöffnungsapparate der beiden *Lepidopteris*-Arten aus der nördlichen Hemisphäre: *L. martinsii* (Kurtze) Townrow, siehe Townrow (1960) und *L. ottonis* (Goeppert) Schimper, siehe Antevs (1914 a, Taf. 4, Fig. 6), Harris (1932, Abb. 27 B, D), Hofmann (1934, S. 128), Lundblad (1950, Taf. 5, Fig. 1, 11), Townrow (1960, S. 345, Abb. 6 F).

Die lateralen Nachbarzellen müssen - dem Gymnospermentyp von Porsch (1905) und Guttenberg (1956) entsprechend - mit einem Hautgelenk

ausgestattet gewesen sein. Glücklicherweise kann man dieses Gelenk auch in der Kutikula nachweisen (ebenso wie bei den *Corystospermaceen*, siehe dort, S. 37). Es liegt zwischen den Kanten L und K (Abb. 5 C; 6 C, F), bzw. bei L (Abb. 5 D; 6 E). Die lateralen Nachbarzellen sind (nach der Terminologie von Florin [1931]) somit als Nebenzellen anzusprechen.

Ob die polaren Nachbarzellen ein Hautgelenk besessen haben, geht aus dem Längsschnitt durch die Kutikula nicht hervor (Abb. 6 G). Wir können daher im polaren Bereich der Schließzellen immer nur von Nachbarzellen sprechen, denn wir wissen ja nicht, ob wir Neben- oder Kranzzellen vor uns haben.

b) Papillen (Pa)

Die gewöhnlichen Epidermiszellen tragen häufig je eine ⁺ deutlich begrenzte Papille (Abb. 1 F). Die verdickten Ränder sind Artefakte. Zu diesem Thema gilt das bei den *Corystospermaceen* (S.42 f) Gesagte. Harris (1932) hat bei *Lepidopteris ottonis* ähnlich gebaute Papillen gefunden, die er folgendermaßen charakterisiert: "... the papillae are replaced by the rim of cuticle". Eine Erklärung für diese Erscheinung gab er nicht. Neben den runden Papillen existiert bei *L. stormbergensis* noch eine zweite Sorte mit sehr variablen Umrissen (Abb. 3 A, B).

c) Trichombasen

Auf Achsen und Fiedern finden sich vereinzelt Trichombasen (Ha) (Abb. 1 G).

d) Drüsenköpfchen (?)

Bevorzugt in Zellecken und an den Nahtzonen der Zellen finden sich kleine, rundliche Gebilde (d), die erst durch das Anfärben richtig sichtbar werden. Beobachtet man die ungefärbten Präparate genau, sind sie auch dort zu entdecken, aber eben nur schattenhaft schwach. Aus diesem Grund sind sie Thomas (1933) und Townrow (1956, 1960) wohl auch entgangen. Vermutlich sind es Drüsenköpfchen (Abb. 1 E; 2 B). Bisher sind derartige Gebilde bei keiner *Lepidopteris*-Art

nachgewiesen worden. - Zumeist sitzt nur jeweils ein Drüsenköpfchen auf der Zelle. Bei einigen (Abb. 2 B, d_1 , d_2 , d_3) ist noch ein dünnwandiger Stiel erkennbar. Ob Köpfchen und Stiel aus je einer Zelle bestanden haben, ist nicht nachprüfbar. Ebensogut kann das ganze Köpfchenhaar aus einer einzigen Zelle aufgebaut gewesen sein. Der untere Teil der Köpfchenzelle wäre dann als Stiel ausgebildet gewesen (vgl. Küster 1956, S. 800).

e) Kristallabscheidungen

Außer den Drüsenköpfchen konnte ein zweites wichtiges Merkmal erstmalig gefunden werden: Kristallabscheidungen auf der Epidermisoberfläche. Man erkennt ein oder mehrere, über- oder nebeneinanderliegende ⁺ große, farblose Kristalle. Es kann sich nach der Definition, die Küster (1956, S. 649) und Huber (1961, S. 43) für Cystolithen geben, nicht um derartige Bildungen handeln. Vielmehr muß angenommen werden, daß hier eine extrazelluläre Ausscheidung vorliegt. Möglicherweise ist die Kutikula an verschiedenen Stellen porös geworden und ein Sekret hindurchgetreten. Für diese Theorie sprechen Abb. 3 E, F (in zwei optischen Ebenen gezeichnet): Man sieht Flecken in der Kutikula, die Gentianaviolett sehr gut aufnehmen und dadurch dunkel erscheinen (Abb. 3 E; d = zusammengedrücktes Drüsenköpfchen, vermutlich durch den in F gezeichneten Kristall deformiert worden). Bei Abb. 3 E, F zeigt sich nicht die geringste Lochbildung in der Kutikula. Trotzdem liegt über jedem der beiden dunklen Flecken (Abb. 3 E) ein Kristall (Abb. 3 F). In den meisten Fällen sind jedoch riß- oder lochartige Durchtrittsstellen in der Kutikula zu beobachten (Abb. 3 A, B; 3 C, D; 4 A, B, C; Taf. IV, Fig. 2). Hier kann man zwei Möglichkeiten der Auskristallisation erkennen:

1.) (Abb. 4 A, B, C) : Das Sekret ist nicht über der Rißstelle auskristallisiert, sondern die Kristalle sind in der aufgewölbten Kutikula steckengeblieben. Sie bleiben von der wulstartig beiseite gedrängten Kutikula umhüllt. Dabei reicht die Skala der Bildungen von Einzelkristallen (Abb. 4 A) über einschichtige, mehrkristalline Flächen (Abb. 4 B) bis zu hoch aufgewölbten, vielschichtigen Kristallpaketen (Abb. 4 C).

2.) (Abb. 3 A, B; 3 C, D) : Alle Kristalle liegen hier über den Aus-

trittsstellen. Es ist jedoch auffällig, daß häufig der Umriss einer Austrittsstelle der Form des darüber liegenden Kristalls gleicht (Abb. 3 B, D). Möglicherweise hat hier der Kristallisationsvorgang des Sekrets schon während des Durchtritts durch die Kutikula eingesetzt. Für diese Theorie spricht auch die Wulstbildung der Kutikula um die Austrittsstellen, wie sie schon in Abb. 4 A, B, C gezeigt wurde bei den "steckengebliebenen" Kristallen. Eine sehr entfernte Vergleichsmöglichkeit mit einer Bildung aus der rezenten Botanik ergibt sich durch die Untersuchungen von Vöchting (1873): Es handelt sich um Kristallzellen an den Lamellen der Lufthöhlen des Stengels von *Myriophyllum*. Die Kristalle, durch die Zellwände nach außen gedrungen, werden von den Resten der Epidermiszellwände in ihrer ursprünglichen Lage festgehalten.

Regeneration der Kutikularschichten (?)

Townrow (1956, S. 15, Abb. 3 C; S. 21, Abb. 6 C) beschreibt Löcher in der Kutikula, die "presumably pathological in origin" sind. Es handelt sich um ⁺ große Hohlräume (die kleinsten in Zellgröße) mit "modified epidermal cells around it". Die gleiche Besonderheit ließ sich an dem von mir untersuchten Material feststellen. Eine ähnliche Merkwürdigkeit erwähnt Antevs (1914 a) bei *Lepidopteris ottonis*. Photos wie z.B. Taf. 2, Fig. 3, 10 in der Arbeit von Antevs stimmen mit den Befunden an den Kutikulen von *L. stormbergensis* überein. Außer an *L. ottonis* hat Antevs die erwähnten Lücken im Gewebe an einigen Arten von *Ptilozamites* Nathorst gefunden (Antevs 1914 b, S. 4; - Taf. 3, Fig. 7, 11). Die teilweise, zuweilen auch vollständige Schließung der Lücken spricht nach seiner Ansicht dafür, daß es sich bei den Hohlräumen um Verletzungen handeln muß, die zu Lebzeiten der Pflanze erfolgt sind. Die Annahme, daß die Löcher irgendwelche Funktionen zu erfüllen hatten, lehnt Antevs ab. Townrow und Antevs haben an ihren Objekten keine Spuren eines Zerstörers gefunden. Antevs vermutet, daß es sich um einen Pilz handeln könnte. Bei meinen Untersuchungen konnte ich einige Hinweise auf mögliche Ursachen der Lochbildung bei *L. stormbergensis* finden (s.u.). Weit mehr als über die Ursache läßt sich jedoch über die einzelnen Stadien der Hohlraumbildung aussagen: An einigen Stellen der Kutikula

konnten Strukturen festgestellt werden, wie sie in Abb. 4 G wiedergegeben sind: Die Zellen beginnen an dem Grat auseinanderzuweichen. Die Ähnlichkeit dieser Bildungen mit der von Linsbauer (1930, S. 225, Abb. 10) bei Monocotylen beschriebenen pathologischen Entstehung von Interzellularen ist bemerkenswert. Die Lückenbildung bei *L. stormbergensis* beginnt mit einer Dehnung der Nahtzone in die Breite (Abb. 1 E, Teil I). Die sich bildenden Lücken (J) (Abb. 4 G) bleiben in der Regel von einer dunklen Substanz erfüllt. Wir finden aber auch richtige Hohlräume von z.T. ansehnlicher Größe - wie Abb. 1 G (J) zeigt.

Erstaunlich ist, daß viele Löcher von einer dünnen, porösen, leicht anfärbbaren Schicht überdeckt sind (Taf. IV, Fig. 2 [J]). Die Vermutung liegt nahe, daß hier eine Regeneration der Kutikularschichten stattgefunden hat (vgl. Linsbauer [1930, S. 110]). Während in Abb. 1 E (Teil I) die Nahtzone noch ausgedehnt wird, ist in Teil II der entstandene Hohlraum schon wieder geschlossen worden.

Reste eines Pilzes (?)

In sehr vielen Zellen liegen hell umrandete, netzartige Hüllen (NS) mit 2 - 9 sporenähnlichen Gebilden darin, die an den Berührungsflächen abgeplattet sind (Abb. 1 G; 5 A, B; Taf. IV, Fig. 2). Über jeder "Spore" liegt eine kleine Öffnung (A). Häufig findet man nur noch die leeren Hüllen mit ihren leicht anfärbbaren Austrittsöffnungen (A) (Abb. 1 F). Die Konturen der leeren Hüllen selbst sind kaum noch zu sehen. In der rezenten Botanik kennt man bei *Dictyuchus monosporus* Leitg. (vgl. Gäumann 1964, S. 63, Abb. 52/6) Netzsporangien, die eine gewisse Ähnlichkeit mit den hier gefundenen Häuten haben. Neben diesen Gebilden existieren einzelne freie, stets runde Sporen (Spo) mit einer dicken Wand (Abb. 1 D; 5 A). Die jungen Sporen (Spo₁) (Abb. 5 A) sind unstrukturiert. Die Spore (Spo₂) weist schon ganz zarte Stkrreifen auf, die in der großen Spore (Spo₃) kräftig ausgebildet sind. Abb. 4 F zeigt ein eiförmiges, mit einem Schlauch keimendes Gebilde. In einigen Fällen konnten langgestielte, mit einem runden Kopfteil versehene Hüllen (g Hü) gefunden werden (Abb. 1 D). Weiterhin sind

einige umhütete Sporenbehälter (?) zu erwähnen, die jeweils 8, in der Mitte gefaltete Sporen enthalten (Abb. 4 D). Ein ähnliches Objekt ohne Inhalt (Sporen ev. schon entleert?) zeigt Abb. 4 E. Es ist möglich, daß es sich bei den beschriebenen Bildungen um Erscheinungsformen eines Pilzes handelt. Vielleicht sind die Löcher in der Kutikula (vgl. S.15 f) durch Pilzbefall entstanden.

CORYSTOSPERMACEAE

Beitrag zur Kenntnis ihrer Pteridophyll-"Gattungen" und -"Arten"

I. Systematik und vergleichende Morphologie

A. Taxonomie steriler Blätter

1. Kurze Angaben zur Geschichte

Das erste, zu den Corystospermaceen gehörende Wedelfragment wurde in Australien gefunden. Morris (1845) hat die Pflanze unter dem Namen *Pecopteris odontopteroides* beschrieben. Auch in gleichaltrigen Schichten Südamerikas, Afrikas und Indiens sind zahllose Corystospermaceen-Reste entdeckt worden, ohne daß man deren verwandtschaftliche Beziehungen untereinander erkannt hat. Erst Thomas (1933) wies darauf hin, daß die Gattungen *Dicroidium*, "*Stenopteris*", "*Pachypteris*" und *Johnstonia* eine Reihe gemeinsamer Merkmale besitzen. Aus diesem Grunde faßte er die genannten Formentypen in der Familie der Corystospermaceae zusammen. Zehn Jahre später wurde ein großer Teil der vorhandenen Literatur über die "*Thinnfeldia*-Serie" von Frenguelli (1943) kritisch bearbeitet. Es ist Frenguellis Verdienst, die verschiedenen Formen von einander abgegrenzt und in z.T. neue Gattungen eingeordnet zu haben.

2. Warum gibt es für einzelne Formen so viele Synonyme ?

a) Mangelnde Auswertung mikroskopischer Merkmale

Frenguelli hat - wie viele Autoren - bei den Untersuchungen nur morphologische Gesichtspunkte berücksichtigt. Eine erschöpfende Bearbeitung der Fossilien ist immer erst dann gewährleistet, wenn neben den makroskopischen auch die mikroskopischen Merkmale verwendet werden. Ein klassisches Beispiel für den systematischen Wert histologischer Eigentümlichkeiten im Zusammenhang mit morphologischen Merkmalen bietet die Arbeit von Florin (1931) über die Coniferen und Cordaiten. Für einzelne Corystospermaceen-Vertreter existieren zahlreiche Namen, die durch Verwechslung mit

Gattungen anderer Familien zustande gekommen sind. Um nur die wichtigsten zu nennen: *Gleichenia*, *Pachypteris*, *Sphenopteris*, *Stenopteris* und *Thinnfeldia*. Einer der Hauptgründe für diese Verwirrung ist in der mangelnden histologischen Bearbeitung der Pflanzen zu suchen: Von *Corystospermaceen*-*Pteridophyllen* sind niemals Mikrotomschnitte angefertigt worden. Außerdem wurde keine der bekannten Kutin-Färbemethoden z.B. von Richter (1905), Lee & Priestly (1924), Kisser (1928) oder Härtel (1952) angewendet. Im ungefärbten Präparat erscheinen jedoch viele Bauelemente der Kutikula nur undeutlich. Manche Strukturen werden überhaupt nicht sichtbar.

- b) Varianten und Zwischenglieder erschweren die Abgrenzung von Gattungen und Arten.

Die Gattungen *Xylopteris*, *Dicroidiopsis*, *Dicroidium*, *Johnstonia*, *Zuberia* und *Diplasiophyllum* stehen bei Frenguelli (1943) nicht innerhalb einer Familie, obwohl er mehrfach auf Schwierigkeiten bei der Abgrenzung der Gattungen voneinander hinweist. Nicht nur auf Grund neuer histologischer und morphologischer Befunde, sondern auch um die intermediären Formen mit einordnen zu können, müssen Änderungen an den Diagnosen vorgenommen werden.

Auf Abb. 8 A - D sind die Fiederformen von vier Arten aus drei Gattungen zusammengestellt. Es soll damit gezeigt werden, daß verschiedene Formentypen durch Zwischenstufen verbunden sind. Die Klammern 1 und 2 umschließen jeweils die Fiederformen, die als Ausdruck der Heterophyllie an einer Art vorkommen. Dazwischen gibt es ein Übergangsstadium, das durch Klammer 3 gekennzeichnet wird: *Dicroidiopsis spinifolia*, subspec. *gracilis*, bei dem die Fiedertypen B1 und B2 vorherrschen. Es kommen jedoch auch die Formen A4 und A5 vor, also solche, die für *Xylopteris elongata* charakteristisch sind. Klammer 4: *Dicroidiopsis spinifolia* trägt zum überwiegenden Teil Fiedern der Form B3, jedoch ab und zu auch solche, die der Form C1 entsprechen. Wedel, die nur mit Fiedern vom Typ C1 versehen sind, gehören eindeutig zu *Dicroidiopsis incisa*. Weitere Beispiele zum Thema "Zwischenglieder":

1. Übergangsbildungen zwischen *Zuberia Feistmanteli* und *Dipla-*

siophyllum Hughesi (vgl. S. 30).

2. Jones & Jersey (1947, Abb. 18) haben ein Fiederfragment gefunden vom Typ B2, Abb. 8, aber mit beginnender Tertiärfiederbildung: Eine Tertiärfieder ist katadrom am basiskopen Teil der zweiten Sekundärfieder inseriert. Dieses Stadium müßte also zwischen den Fiederformen e und f auf Abb. 15 von Jones & Jersey stehen.

Auch Schwierigkeiten bei der Taxonomie intermediärer Formen haben - wie man sieht - dazu geführt, daß eine Fülle von Synonymen entstanden ist, durch die man sich in der Literatur hindurchgraben muß.

B. Vergleichende Morphologie der Pteridophylle

1. Zur Phylogenie einiger Blattmerkmale

An den Fiederformen auf Abb. 8/A - D kommt auch die phylogenetische Abwandlung einiger Blattmerkmale zum Ausdruck. Man sieht daraus, daß die vorgenommene Trennung in Gattungen und Arten ein aus praktischen Gründen notwendiger Eingriff ist, der mit der kontinuierlichen Weiterentwicklung von Blattmerkmalen nicht zu vereinbaren ist.

Die anfangs nadelartige, einnervige Fiederform (Abb. 8/A1) wird in zunehmendem Maße flächiger. Jedoch erfolgt die Verbreiterung der Lamina nicht gleichmäßig: Sie beginnt mit der Anlage einer Fieder 2. Ordnung. Die interkostalen Randbezirke der Spreite bleiben im Wachstum hinter den kostalen zurück, so daß sich ein Einschnitt zwischen den beiden Nervenästen bildet (Abb. 8/A2, A3), (vgl. Troll 1939, S. 1434). Jones & Jersey (1947, S. 23) geben an, daß "lobing is developed in some of the pinnules; the lobes are at first without veins (text-fig. 15 b), but in more advanced types they are transversed by veins branching from the mid-veins of the pinnules and are further differentiated in shape (text-fig. 15 c)." Ich habe kein Stadium einer Sekundärfiederbildung ohne Nervenanlage gefunden. Vielmehr ist schon der kleinste "Höcker" bereits von einem Nerven innerviert (Abb. 8/A2). Dieser Befund scheint mir auch - gemäß dem fiedrigen Aufbau des ganzen Wedels - der folgerichtige zu sein. Die Spreite ist bei den Typen A2 und A3 in einen geminderten und einen

geförderten Gabelast aufgeteilt. Sie wird dadurch asymmetrisch und anisotom-gabelnervig. Der Höcker ist morphologisch nicht als seitliche Verzweigung oder Ausbuchtung ("lobing") zu betrachten. Mit der Fiederform A4 beginnt die Sympodiumumbildung. Durch stufenweise Verwachsung der Sekundärfiedern untereinander wird die Segmentierung der Spreite immer schwächer.

2. Probleme bei der Homologisierung von Wedelteilen

Die Abb. 15 von Jones & Jersey (1947) zeigt eine Serie von "Stenopteris"-Fiederformen, die - entsprechend ihrer "increasing complexity of frond type" - in aufeinanderfolgenden Horizonten gefunden wurden. Diese Formen alle zu einer Gattung zu rechnen, erscheint mir nicht ratsam. Andrews (1961) ist der gleichen Meinung, doch davon später (S.24). Zwischen den beiden Formextremen auf Abb. 15 (a und f) liegt eine Kette von Zwischenformen vor, die nach Remane (1956, S.45) als geschlossen bezeichnet werden kann, weil :

a. Die Übergangsformen selbst Homologiekriterien sind.

b. Die Zwischenstadien in zeitlicher Reihenfolge nacheinander erscheinen.

Die Fiederformen auf Abb. 8/A - D, die z.T. aus der Literatur stammen, sind gleichaltrig. Nach Jones & Jersey (1947) kommen die mono-, bi-, und tripinnaten Formen im obersten Horizont auch alle nebeneinander vor. Hier kann nicht durch Auffinden phylogenetisch weiter entwickelter Typen in immer höheren Horizonten ergründet werden, in welcher Reihenfolge die einzelnen Formen erstmalig auftauchen. Bei der Homologisierung von Wedelteilen ist somit das Stetigkeitskriterium (Remane 1956 und Eckardt 1964) nur bedingt anwendbar. Für die fehlende paläontologische Folge gäbe es einen Ersatz: Die Kenntnis über die Ontogenese der Formen. Jedoch ist die Entwicklungsgeschichte der *Corystospermaceen* entweder unbekannt, oder sie kann nur bruchstückhaft ermittelt werden.

3. Allgemeine makroskopische Merkmale der Wedel

Wedel im Sinne der Nervaturdeutung sympodial aufgebaut, einmal gegabelt. Übergipfelung an den Blattfiedern katadrom. Wedelachsen häufig mit länglichen, schmalen, quer verlaufenden Warzen versehen (vgl. *Xylopteris elongata* [Frenguelli 1943, Abb. 30]).

4. Über Auswirkungen von Elementarprozessen

Bei den *Corystospermaceen*-Blättern kann man vordringlich drei phylogenetische Elementarprozesse (im Sinne von Zimmermann [1959]) verfolgen:

1. Übergipfelung in Form von Pendelübergipfelung. Dadurch ist der fiedrige Aufbau der Wedel und der anisotom-gabelige bis fiedrige Aufbau der Nervatur in den Fiedern entstanden.
2. Planation.
3. Verwachsung.
 - a) Verbreiterung der Fiederspreite durch Verwachsung der Segmente.
 - b) Mittelrippenbildung bei *Dicroidium odontopteroides* durch Verwachsung der Sympodienachse (Scheinachse) mit den Seitennerven erster Ordnung (vgl. S. 27).
 - c) Nebenaderbildung durch "basipetales Gleiten" (Zimmermann) der Blattspur und Verwachsung mit der tragenden Achse (vgl. S. 32). (Terminologie nach Potonié (1912) und Zimmermann (1959, 1965).

5. Bewertung von Blattmerkmalen (vgl. Zimmermann 1959)

(Die Terminologie von Zimmermann wird hier rein beschreibend verwendet).

- a) Methode der Abhängigkeitsbewertung:

Die Formen mit verwachsenen Fiedersegmenten (Abb. 8/B3 - D3) sind den Formen mit freien "Phylloiden" (Zimmermann) (Abb. 8/A1 - B2) gegenüber abgeleitet.
- b) Methode der Korrelationsbewertung:

Die *Corystospermaceen* besitzen in ihren vegetativen Teilen makroskopisch noch Farncharakter. Zur Klärung der Beziehungen, die zwischen Spreitenbildung und Nervenanlage bestehen, kann man

die Ergebnisse von Troll (1939) verwenden: Der Spreitenentwicklung liegt bei allen Pflanzen ein gesteigertes Randwachstum der Blattanlage zugrunde. Für die Farne gibt Troll (S. 1052) folgendes an: "Als für die Nervenordnung der Farne entscheidender Faktor wirkt sich das Randwachstum ihrer Blätter aus. Es bedingt, daß die Ausbildung der Nervatur von den älteren Teilen der Spreite nach dem Rande hin fortschreitet und erst zum Stillstand kommt, wenn auch das marginale Wachstum sein Ende findet." Das bedeutet für die *Corystospermaceen-Pteridophylle*: In bezug auf die mit gesteigerter Spreitenentwicklung einhergehende Neuanlage von Nerven (als isotope Gabeläste der Seitennerven) sind die Formen auf Abb. 8/B3 - D3 gegenüber den Formen B1, B2 mit deren einnervigen Segmenten abgeleitet.

6. Zur Terminologie der Nervatur

Die Begriffe "odontopteridische"- und "alethopteridische" Aderung werden vielfach bei der Beschreibung von *Corystospermaceen*-Blättern gebraucht (Gothan 1912, Antevs 1914 c, Frenguelli 1943, Jacob & Jacob 1950 und Townrow 1957).

Als alethopteridischen Typ bezeichnet man eine durch pendelnde Anisotomie fiedrig aufgebaute Nervatur mit einer als Mittelrippe ausgebildeten Sympodium-Achse. Beim odontopteridischen Typ hat die Achse des Sympodiums den gleichen Durchmesser wie die zur Seite geworfenen Minusäste.

Die Mittelrippe kann jedoch ein sekundärer Erwerb sein. Somit gibt es Übergangsstadien zwischen den beiden Sorten, die man z.B. bei *Dicroidium odontopteroides* beobachten kann (S. 27). Auch *Alethopteris*-Fiedern müssen nicht immer durch eine Mittelrippe ausgezeichnet sein (vgl. Zimmermann 1959, Abb. 143). Bei *Alethopteris norinii* Halle auf Abb. 5 - 14 B von Andrews (1961) ist die Sympodium-Achse nur jeweils im ersten Viertel der Fieder zu einer Mittelrippe umgebildet.

Der fiedrige Aufbau der Nervatur ist bei *Odontopteris*-Arten zuweilen nicht zu erkennen (Frenguelli 1943, Abb. 19/5).

Nach Zimmermann (1959, S. 279) hat *Odontopteris* sogar Gabelnervatur.

Anstelle der herkömmlichen, unklaren Begriffe schlage ich zur Kennzeichnung der *Corystospermaceen*-Nervatur vor :

- a) Für den "odontopteridischen" Typ: Nervatur durch Pendelüber-
gipfelung fiedrig. Die Seitennerven haben den gleichen Durch-
messer wie die *Sympodium*-Achse.
- b) Für den "alethopteridischen" Typ: Nervatur durch Pendelüber-
gipfelung fiedrig, *Sympodium*-Achse ⁺ weitgehend als Mittelrip-
pe ausgebildet.

Zur Kennzeichnung der Nebenadertypen (vgl. S.35) schlage ich vor:

- a) Den einseitig basiskopen Typ (z.B. bei *Alethopteris* und *Dicroidiopsis*).
- b) Den doppelseitigen Typ (an einem Teil der Fiedern von *Dicroidium odontopteroides* und *Odontopteris Brongn.* zu finden).

C. Begründung für die Neuordnung verschiedener Formgattungen- und
arten

- 1. *Xylopteris elongata* - Abgrenzung gegen *Dicroidiopsis*
spinifolia

Zu *Xylopteris* kann - entgegen den Anschauungen von Frenguelli (1943) und Jones & Jersey (1947) - nur eine Art (*Xylopteris elongata*) gerechnet werden: Die Fiederformen auf Abb. 8/A1 - A5 kommen als Ausdruck der Heterophyllie vor. Die nadelartige Form A1 kommt als Ausdruck der Heterophyllie nur mit Fiedern vor, die nicht mehr als ein Paar Sekundärfiedern tragen. So kann man diese Art von *Dicroidiopsis spinifolia* abtrennen. - Es werden immer mehr Paare von Fiedern 2. Ordnung gebildet, Abb. 8/B1 und B2. Daneben kann man beobachten, daß die Fiedern mit der Rhachis und die Sekundärfiedern untereinander verwachsen. Die zunehmende Verbreiterung der Laminarsäume ist im Anfangsstadium besonders gut bei Seward (1908, Taf. 7, Fig. 3), Tison-Woods (1883, Taf. 3, Fig. 7) und Du Toit (1927, Abb. 12 E und Taf. 19, Fig. 1) zu sehen. Abb. 12 E von Du Toit zeigt die Fiederformen Abb. 8/B1 - B3 als Ausdruck der Heterophyllie. Daher müssen die Formen B1 und B2 zu *Dicroidiopsis spinifolia* gezählt werden. Man könnte hier höchstens durch eine Subspecies einen Kom-

promi schlieen: Bercksichtigt man die auffallendsten Merkmale der Fig. 2, Taf. 3 von Jones & Jersey (1947): die schmale Fiederlamina (auch im Bereich der Wedelspitze) und die Einnervigkeit ihrer Segmente, so knnte man diesen Typ "*Dicroidiopsis spinifolia* subsp. *gracilis*" nennen (s.O. S. 24).

2. *Dicroidiopsis spinifolia* und *Dicroidiopsis incisa*

Das Wedelfragment auf Abb. 12 E von Du Toit (1927) kann man nur teilweise noch als zweifach gefiedert bezeichnen. Eine Reihe von Fiedern zeigt bereits die gesteigerte Spreitenbildung der Form Abb. 8/B. Anstelle der seitlichen Segmente erscheinen nur noch ⁺ tiefe Einschnitte in der Lamina, die nicht mehr bis zur Rhachiola reichen. Ein noch weiter fortgeschrittenes Stadium der parenchymatischen Verwachsung finden wir bei xy 19 a (Taf. II, Fig. 1) mit den Fiederformen Abb. 8/B und C1. Man kann gut verfolgen, da mit zunehmender Verbreiterung der Lamina immer hufiger Gabelung der Seitennerven verbunden ist. Gleichzeitig wird die ursprnglich z.T. lang ausgezogene Fiederspitze krzer.

xy 2o S ist ein Exemplar von *Dicroidiopsis incisa* und zeigt die Fiederformen Abb. 8/C1, C3 und C4. Die Seitenadern sind ein- bis zweimal gegabelt. Zum Unterschied zu *Dicroidiopsis spinifolia* finden wir bei *Dicroidiopsis incisa* keine Fiedern mehr mit einem lang ausgezogenen Endsegment.

3. *Dicroidiopsis* und *Dicroidium*: Schwierigkeiten bei der Abgrenzung der Gattungen gegeneinander

a) Vergleichende Untersuchungen ber Fiederbau und Nervatur von *Dicroidiopsis incisa* und *Dicroidium odontopteroides*

Die Gattung *Dicroidium* Gothan umfat in der ursprnglichen Diagnose des Autors Arten mit einfacher und mit doppelter Fiederung. Frenguelli (1943) schliet die bipinnaten Arten aus und stellt sie in seine neue Gattung *Zuberia*. Zu *Dicroidium* gehren nach Frenguelli nur Formen mit ganzrandigen Fiedern. Zu *Dicroidiopsis* rechnet er Arten mit ganzrandigen und auch gebuchteten Fiedern. Dagegen engt er die Variationsmglichkeiten bezglich der Aderung bei *Dicroidiopsis*

sis sehr ein. Im folgenden wird bewiesen, daß diese Maßnahme nicht sinnvoll ist:

Frenguelli (1943, S. 285) weist darauf hin, daß bei *Dicroidiopsis*-Arten eine Nervatur vorliegt mit "una serie de nervios laterales, que se desprenden del mediano en ángulo agudo y que en su recorrido muy oblicuo se dicotomizan una vez solamente". D.h. ... mit einer Serie von Seitennerven, die in spitzem Winkel von der Sympodium-Achse ausgehen und - sehr schräg verlaufend - sich nur einmal gabeln. Aber die von Frenguelli (1944) als *Dicroidiopsis acuta* beschriebene Pflanze "verstößt" bereits gegen das von ihm selbst aufgestellte Prinzip der *Dicroidiopsis*-Aderung. Auf der Vergrößerung einer Fieder von *Dicroidiopsis acuta* bei Frenguelli (1944, Taf. 3, Fig. 2) stellt man fest, daß die meisten Seitennerven doppelt gegabelt sind. Bei diesem Beispiel kommt noch hinzu, daß man drei Nebenadern erkennen kann. Frenguelli (1943, S. 285) erklärt jedoch, daß bei *Dicroidiopsis* die "nervios laterales monodicotomizados salen todos del nervio principal, salvo uno quizás, el basal inferior, que en algunos casos parece salir directamente del raquis". D.h. ... daß bei *Dicroidiopsis* die einmal gegabelten Seitennerven alle aus der Sympodium-Achse entspringen ausser vielleicht einem, dem untersten, der in einigen Fällen direkt aus der Rhachis zu kommen scheint. Es kann sich also bei diesem Exemplar nicht einmal nach der Diagnose von Frenguelli um eine *Dicroidiopsis*-Art handeln. Vielmehr ist die Pflanze eindeutig als *Dicroidium odontopteroides* bestimmbar und gehört damit zu der Gattung, die Frenguelli u.a. mit Hilfe der genannten Merkmale von *Dicroidiopsis* abtrennen will.

Weiterhin gehören nach der Ansicht von Frenguelli zu *Dicroidiopsis* Formen mit einer stets deutlichen Mittelrippe. Formen, bei denen die Sympodium-Achse und deren Seitennerven einen annähernd gleichen Durchmesser haben, rechnet er zu *Dicroidium*. *Dicroidium odontopteroides* zeigt häufig keine Mittelrippe (vgl. Geinitz 1876, Taf. 1, Fig. 10, 11, 13 - 16). Nach Townrow (1957, S. 35) kann "a midrib in extremely large pinnae" ausgebildet sein. Bei *Dicroidium odontopteroides* auf Abb. 1 und 4 von Jacob & Jacob (1950) ist dieses Merkmal ebenfalls festzustellen. Somit kann man Fiederformen, die sonst weitgehend ähnlich gebaut sind, nicht auf Grund des Fehlens oder Vorhandenseins einer Mittelrippe trennen. Dies wird insbesondere klar, wenn

man einmal die einzelnen Stufen verfolgt, in denen bei *Dicroidium odontopteroides* die Mittelrippe entsteht.

b) *Dicroidium odontopteroides* : Studien zur Morphogenese der Mittelrippe

ℒ) Entwicklungsstadien

Das Schema auf Abb. 8 E dient zur Erläuterung des Vorgangs. Um eine bessere Übersicht zu gewährleisten, wurde bei den vier Seitennerven nur jeweils die erste Gabelung eingezeichnet. Die Ausgangsform, bei der die Achse des Sympodiums und die zur Seite geworfenen Minusgabeläste gleich stark sind, repräsentiert Abb. 8/El. Als Beispiel zu diesem Typ : Abb. 1 B, S. 416 von Frenguelli (1944). Bei Fig. 2, Taf. 1 der gleichen Arbeit ist jedoch festzustellen, daß an einem Wedel sowohl Fiedern mit einer Nervatur gemäß Abb. 8/El stehen, als auch solche, die in dem der Rhachis zugewandten Teil bereits eine merkbare Verstärkung der Sympodium-Achse zeigen. Die Herausbildung der Mittelrippe ist in diesem Stadium besonders gut auf unserer Abb. 8/D2 und bei Townrow (1957 auf Abb. 4 E, F) zu erkennen. Teilweise noch weiter fortgeschritten ist die Verdickung der Achse auf Abb. 8/D3 und bei Frenguelli (1944, Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 1; Taf. 3, Fig. 1, 2). Die Morphogenese der Mittelrippe erfolgt jedoch weder in den einzelnen Abschnitten einer Fieder noch bei der Gesamtheit der Fiedern eines Wedels gleichmäßig. Man hat somit an gut erhaltenen Wedeln viele Entwicklungsstadien nebeneinander und kann das Zustandekommen der Mittelrippe trotz der wenigen, zur Verfügung stehenden Studienobjekte genau verfolgen.

ß) Über das Prinzip der Mittelrippenbildung

Es handelt sich hierbei - bildlich gesprochen - um eine "Verwachsung" der Leitbündel gemäß dem Schema von Zimmermann (1959, Abb. 49). Die Achse des Sympodiums verwächst mit ihren Seitennerven. Die Verwachsung beginnt jeweils in dem Winkel, den Achse und Seitennerv miteinander bilden. Sie schreitet in akroskoper Richtung der Fieder fort, so daß der ursprünglich von Blattparenchym erfüllte Raum zwischen Achse und Seitennerv durch Veränderung der Qualität seines Gewebes immer plastischer in Erscheinung tritt.

- γ) Wie ist der scheinbar monopodiale Aufbau der Nervatur in älteren Fiedern zu erklären?

Die Verwachsung von Sympodium-Achse und Seitennerv kann so weit gehen, daß sie über die erste Isotomie des Seitennervs hinweg reicht, Abb. 8/E4. Dadurch entsteht der Eindruck, als entsprängen zwei getrennte Seitennerven aus der Achse. Ein solches Stadium der Verwachsung zeigt die Fieder auf Abb. 1 A, S. 416 von Frenguelli (1944): Es ist daher auch nicht verwunderlich, daß man bei dem Versuch, die Minusäste dieses Nervensystems auszuzählen, in Verwirrung gerät. Die pendelnde Anisotomie ist hier nicht mehr zu erkennen. In der der Rhachis zugewandten Spreitenhälfte ist die Mittelrippe schon gerade gestreckt. Sie täuscht so ein Monopodium vor, ist aber - wie die Morphogenese zeigt - sympodialer Natur. Ein letzter Rest des ursprünglichen Sympodiums ist noch im Bereich der Fiederspitze zu erkennen, wo die Achse hin und her geknickt, also "flexuos" (Potonié 1912) erscheint. Ein homologes Verhalten zeigt die Nervatur in den Sekundärfiedern von *Osmunda regalis* L., siehe Orth (1938, Abb. 15).

- δ) Durch welche Gewebearten können Leitbündel miteinander verbunden werden ?

Die "Verwachsung" freier Telome ist - nach der Theorie von Zimmermann (1965) - bei den Pteridophyllen der Farne und Farnsamer nach den Elementarprozessen der Planation und der Übergipfelung erfolgt: Erst werden die Leitbündel der Telome durch Blattparenchym miteinander verbunden. (Bower [1922] bezeichnet diese Form der Verwachsung als "progressive webbing"). Später kann noch Leitbündelverwachsung hinzukommen. Die *Corystospermaceen* zeigen in ihren vegetativen Teilen noch Pteridospermen-Charakter. Somit ist die Theorie von Zimmermann auch hier anwendbar. Sie läßt sich z.T. sogar beweisen:

Die Abwandlung der Fiedern von der nadelartigen Form (Abb. 8/A1) bis zu der flächigen Form (Abb. 8/B3) ist ein Beweis dafür, daß die Verwachsung nach vollendeter Übergipfelung stattgefunden hat.

In jungen Fiedern von *Dicroidium odontopteroides* finden wir nur

parenchymatische Verwachsung (Abb. 8/D1). Später kommt Leitbündelverwachsung hinzu (Abb. 8/D2 und D3). Die Mittelrippenbildung ist ein Beispiel für die Entstehung einer Hauptader nach der Theorie b von Potonié (1912, S. 113).

Die Stelen können theoretisch auf zweierlei Art miteinander verwachsen, entweder durch Rindenparenchym oder durch Metaxylem. Leider ist es auf Grund des Erhaltungszustandes der Umkomaas-Pflanzen nicht möglich, leitbündelanatomische Studien zu betreiben.

4. Abgrenzung von *Dicroidium* gegen *Johnstonia*

Ich habe in der Umkomaas-Sammlung keinen Vertreter von *Johnstonia* Walkom, Pap. a. Proceed. Roy. Soc. Tasmania 1924 (1925) gefunden. *Johnstonia coriacea* Walkom, (s.o. S. 29) ist von Townrow (1957) histologisch und morphologisch als *Corystospermaceae* identifiziert worden. Er hat die Art jedoch bei *Dicroidium* eingeordnet. Die beiden Wedeläste sind zum überwiegenden Teil nicht mehr gefiedert, sondern nur noch am Rand ± tief eingeschnitten. Gerade dieses Merkmal hat meines Erachtens einen besonderen systematischen Wert zur Abtrennung gegen *Dicroidium*: Es kommt an den Exemplaren auf Abb. 27/6 - 8 und 28 b von Frenguelli (1943) noch besser zum Ausdruck. Bei *Johnstonia Stelzneriana* Geinitz, *Palaeontographica*, Suppl. III-2 (1876) in der Arbeit von Frenguelli (1941, Abb. auf S. 399 und 1943, Abb. 29) sind die Einschnitte in der Lamina noch ziemlich tief. Dadurch ist Frenguelli bei der systematischen Einordnung der Pflanze in Schwierigkeiten geraten und hat sie (1941) zu *Dicroidium* gezählt. Später (1943) hat er sie bei *Johnstonia* eingereiht und zu dieser Art auch Exemplare mit nur geringfügig gekerbter Lamina (1943, Abb. 29 a, b) gerechnet.

Wenn ich die Abb. 27/7, 8 und Abb. 28 b von *Johnstonia coriacea* mit den Abb. 29 a, b von *Johnstonia Stelzneriana* bei Frenguelli (1943) vergleiche, erscheint mir eine Aufteilung in zwei Arten nicht gerechtfertigt zu sein. Zwischen den beiden Extremen, der ganzrandigen *Johnstonia coriacea* (Abb. 28 a) und der tief gekerbten *Johnstonia Stelzneriana* (Abb. 29 c) bei Frenguelli (1943) gibt es eine Reihe von Verbindungsgliedern, die in einer Subspecies zusammengefaßt werden müßten.

Bei der Neufassung der Gattung *Johnstonia* schließt Frenguelli (1943, S. 310) die Exemplare von *Johnstonia coriacea* Du Toit (1927, Abb. 12 D und 13 B) aus - wegen der stark punktierten Mittelrippe und dem Verlauf ihrer Seitennerven. Die Arbeit von Du Toit (1932) hat Frenguelli übersehen: Bei normaler Größe zeigt nämlich *Johnstonia coriacea* Du Toit (1932, Abb. 2/A - D) eine glatte Mittelrippe. Erst bei doppelter Vergrößerung auf Abb. 2 E erkennt man, daß "the mid-vein is prominent and pitted". Die Nervatur der Exemplare Abb. 2/A - E von Du Toit (1932) ähnelt weitgehend derjenigen von dem Wedel Abb. 28 a bei Frenguelli (1943). Andererseits ist der Unterschied zwischen den Abb. 12 D, 13 B von Du Toit (1927) und den Abb. 2/A - E (1932) so geringfügig, daß sie alle zur Gattung *Johnstonia* gerechnet werden müssen.

5. *Zuberia* und *Diplasiophyllum*

a) Begründung für die Neufassung der Gattung *Zuberia*

Daß sich die dreifach gefiederte Form auf Abb. 15 f von Jones & Jersey (1947) aus der einfach gefiederten Form auf Abb. 15 a über die Zwischenstufen b - e entwickelt haben muß, kann als bewiesen angesehen werden (vgl. S. 21). Ich bin der Ansicht, daß man die Form f keinesfalls mehr als *Xylopteris*-Art ansprechen sollte. Andererseits erscheint es mir auch nicht ratsam, dafür einen neuen Gattungsnamen zu erfinden. Wenn man die Diagnose für die von Frenguelli (1943) aufgestellte Gattung *Zuberia* in einigen Punkten ändert, kann diese bisher einzige dreifach gefiederte *Corystospermacee* als "*Zuberia tripinnata*" untergebracht werden.

b) *Zuberia tripinnata*, *Zuberia Feistmanteli* und *Diplasiophyllum Hughesi* : Über Merkmale, die auf eine Verwandtschaft der drei Formen untereinander hindeuten

Es mag auf den ersten Blick so aussehen, als bestünde keine makroskopisch sichtbare Verwandtschaft zwischen *Zuberia tripinnata* und *Diplasiophyllum Hughesi* (Feistm.) Frenguelli, Rev. Mus. La Plata, n.s. 2, pal. 12 (1943). Wenn man sich jedoch mit den *Corystospermaceen* näher beschäftigt, stellt man fest, daß *Zuberia Feistmanteli* bezüglich Fiederbau und Nervatur zwischen der feingliedrigen *Z. tri-*

pinnata und der ganzrandigen *Diplasiophyllum Hughesi* steht. Bei *Zuberia tripinnata* liegt in den letzten Auszweigungen der Fiedern eine typisch dreiteilige Fiedernervatur vor. In jungen Sekundärfiedern von *Zuberia Feistmanteli* ist die Nervatur im Prinzip genau so aufgebaut (vgl. Abb. 15 B mit Abb. 17 F). Die von Jacob & Jacob (1950, Abb. 20) "*Dicroidium australis*" genannte Pflanze weist anstelle von Sekundärfiedern nur noch $\pm$ tiefe Einschnitte in der Lamina der Fiedern auf. Daß dieses Wedelfragment trotzdem zu *Zuberia Feistmanteli* gehört, läßt sich mit Hilfe der Kutikularanalyse leicht beweisen (vgl. auch Townrow 1957). Dieses Exemplar zeigt mit seinen $\pm$ verwachsenen Sekundärfiedern Anklänge an "*Dicroidium narrabeenensis*" von Jacob & Jacob (1950, Abb. 7) und "*Thinnfeldia narrabeenensis*" von Du Toit (1927, Taf. 18, Fig. 3). Die beiden letztgenannten Pflanzen gehören jedoch eindeutig zu einer Art. Frenguelli (1943) nennt die Pflanze von Du Toit "*Diplasiophyllum moltenense*". Ich bin jedoch der Überzeugung, daß *Diplasiophyllum moltenense* ein jugendliches Exemplar von *Diplasiophyllum Hughesi* (vgl. Frenguelli 1943, Abb. 23, 24) ist !

Um zu zeigen, daß sehr unterschiedliche Blattformen durchaus miteinander verwandt sein können, soll ein Beispiel aus der rezenten Botanik gewählt werden: *Lomariopsis variabilis* Fée auf Abb. 1461 von Troll (1939) zeigt Heterophyllie. Wir sehen fließende Übergänge zwischen Fiedern, die in Sekundär- und Tertiärfiedern aufgeteilt sind und Fiedernervatur besitzen und ganzrandigen Fiedern mit isotomen Gabeladern.

Bei *Zuberia Feistmanteli* treten Zwischenfiedern auf. Feistmantel (1878, 1890) fand von dieser Art Exemplare verschiedenen Alters nebeneinander. Innerhalb der Ontogenese von *Zuberia Feistmanteli* kann man erkennen, wie die Zwischenfiedern entstanden sind. Feistmantel weist selbst darauf hin, daß bei Fig. 1, Taf. 23 (1890) "deutlich das Herabrücken der unteren Basalfiederchen gegen die Rhachis" zu sehen ist. Diese Aussage deckt sich mit den Untersuchungsergebnissen von Troll (1939) über das Prinzip der Zwischenfiederbildung. Bei *Zuberia Feistmanteli* liegt ein Grenzfall einer unterbrochenen Fiederung vor, den man gemäß der Definition von Troll als Stipellenbildung bezeichnen muß.

Auch bei *Diplasiophyllum Hughesi*, siehe Frenguelli (1943, Abb. 24) sind Zwischenfiedern gefunden worden. - *Zuberia tripinnata* (Abb. 15 B) zeigt Neigung zu Zwischenfiederbildung.

6. Nebenadern

a) Was versteht man unter Nebenadern ?

Wir können bei einigen *Corystospermaceen* Bildungen beobachten, die nach Zimmermann (1959 S. 279) als Nebenadern zu bezeichnen sind. In diesem Zusammenhang muß noch einmal auf den Elementarprozess der "Verwachsung" und die damit verbundene Verschiebung der Leitbündel eingegangen werden. Die Auswirkungen der Elementarprozesse werden nach Zimmermann (1965) in den Ontogenien der einzelnen Organismen sichtbar. Bei den Entwicklungsstadien von *Dicroidiopsis spinifolia*, *Dicroidiopsis incisa*, *Dicroidium odontopteroides* und *Zuberia Feistmanteli* kann man das mit zunehmender Verwachsung verbundene "Abwärts-gleiten des Leitbündelsystems" (Zimmermann) verfolgen. Die genaue Definition des Begriffs "Nebenader" fehlt noch. Ebenso wenig existiert eine Erklärung für diese Bildung. Die *Corystospermaceen-Pteridophylle* bieten eine gute Gelegenheit, Entstehung und Natur der Nebenadern zu ergründen und damit - wenigstens theoretisch - eine Lösung des Problems zu finden.

Die Fiedern von *Alethopteris Sternbergi* und *Odontopteris* auf Abb. 143 von Zimmermann (1959) zeigen Nerven, die keine Verbindung zur Achse des Sympodiums aufweisen, sondern direkt aus der Rhachis zu entspringen scheinen. Die im folgenden erläuterten Nebenaderbildungen sollen, diesen beiden Typen entsprechend, als einseitig basiskoper bzw. doppel-seitiger Nebenadertyp bezeichnet werden (vgl. S. 35).

b) Zur Morphogenese der Nebenadern :

ℒ) Bei *Dicroidium odontopteroides*

Abb. 8/D1 zeigt die Aderung zweier Fiedern von *Dicroidium odontopteroides* mit Tendenz zum einseitig basiskopen Typ, d.h.: Der erste, durch Pendelübergipfelung zur Seite geworfene Nervenast, (der ent-

sprechend dem katadromen Aufbau des Systems im basiskopen Spreitenabschnitt liegt) scheint direkt an der Gabelstelle von Rhachis und Sympodiumachse zu entspringen. Bei dem weiter entwickelten Exemplar Abb. 8/D2 hat man an der rechten Fieder bereits den Eindruck, als käme der erste Seitennerf direkt aus der Rhachis. Die nächste Entwicklungsstufe eines "heruntergerutschten" Minusastes ist bei Abb. 8/D2 (linke Fieder) zu sehen: Hier ist bereits die erste Dichotomie in die Rhachis hineingezogen. So sind zwei Nebenadern entstanden (vgl. auch Abb. 8/D3). Bei Fig. 2, Taf. 3 von Frenguelli (1944) ist eine weitere Gabelstelle mit der Rhachis verwachsen, - das Ergebnis: Drei Nebenadern, u.s.w.

Ohne die beschriebenen Übergangsbildungen zu kennen, könnte man nicht nachweisen, daß die zahlreichen, vielfach gegabelten Nebenadern auf Abb. 1 A, B; Taf. 1, Fig. 1, 2; Taf. 3, Fig. 1, 2 von Frenguelli (1944) ausschließlich Abkömmlinge des jeweils ersten Seitennerfs sind: Die Vermutung liegt doch nahe, daß bei der Entstehung von so vielen Nebenadern zwei oder mehr ungeradzahlige Minusäste basipetal verschoben worden sind. (Bezifferung der Seitenadern siehe Abb. 8/D1). Gemäß dem fiedrigen Aufbau des Systems müßten dann aber bei zwei Nebenadern ein geradzahliger Minusast, bei drei Nebenadern zwei geradzahlige Minusäste vollständig mit der Rhachis verschmolzen sein. Man stelle sich vor, welchen Umfang die Rhachis in solch einem Fall erreicht hätte. Zum Vergleich die wirklichen Ausmaße von Rhachis und Fiedern auf Abb. 8/D1 - D3: Die Möglichkeit, daß einseitig basiskope Nebenadern aus mehreren Seitennerfen hervorgegangen sein können, ist somit bei *Dicrodidium odontopteroides* ausgeschlossen.

Wenn jedoch in der basiskopen und in der akroskopen Fiederhälfte Nebenadern zu finden sind (= doppelseitiger Typ), können wir nicht feststellen, wie sie entstanden sind. Das gilt jedoch nur für den Fall, daß beiderseits der Sympodium-Achse je mehrere Nebenadern auftreten (vgl. Abb. 19/4 von Frenguelli 1943, Taf. 16, Fig. 2 von Gothan 1912 und Taf. 11, Fig. 2 von Seward 1903).

ß) Bei *Zuberia Feistmanteli*

Bei *Zuberia Feistmanteli* sind die Nebenadern lange nicht so gut erkennbar wie bei *Dicrodidium odontopteroides*. Man findet sie überhaupt

nur an jüngeren Entwicklungsstadien der Sekundärfiedern. Nebenadern entstammen immer einem fiedrig aufgebauten Nervensystem. Die fiedrige Natur der Sekundärfieder-Aderung läßt sich jedoch hier nur innerhalb der Ontogenie nachweisen: Bei Abb. 17 F kann man in jeder der beiden Sekundärfiedern zwei zur Seite geworfene Minusäste und einen Endast erkennen. Die Fig. 2 a₄, Taf. 25 von Feistmanteli (1890) zeigt eine Fieder 2. Ordnung, bei der sich die anisotomen Nervenäste vielfach isotom gegabelt haben. Die Dreiteiligkeit des Nervensystems ist aber noch sichtbar. Der erste Minusast ist bereits so weit basipetal verschoben, daß er als Nebenader erscheint. Bei Fig. 1 a auf Taf. 23 der gleichen Arbeit ist eine Dichotomie des ersten Seitennervs mit der Rhachiola verschmolzen: Wir finden daher zwei Nebenadern. Später verwächst auch der zweite Minusast mit der Rhachiola, Fig. 1 b, 1 c auf Taf. 23. Theoretisch müßte jetzt der doppelseitige Nebenadertyp entstehen. In Wirklichkeit werden die Sekundärfiedern nur von zahlreichen, isotom gegabelten Nerven versorgt. Der Grund dafür ist leicht einzusehen: Die Nervatur hat ja ursprünglich nur aus zwei zur Seite geworfenen Minusästen und einem Endast bestanden. Das Stadium mit doppelseitigen Nebenadern wird also übersprungen. Exemplare wie Fig. 2, Taf. 24 von Feistmantel (1890) erwecken den Eindruck, als seien sie in ihren letzten Auszweigungen mit altertümlicher Gabelnervatur ausgestattet. Die isotomen Gabeladern sind jedoch den isotom gegabelten Endauszweigungen der fiedrig angelegten Nervatur homolog. Somit ist Zuberia Feistmanteli bezüglich Fiederbau und Nervatur (z.B. Zuberia tripinnata gegenüber) als abgeleitet zu betrachten.

c) Über eine Arbeitshypothese als Grundlage für die Untersuchungen zur Nebenader-Genese

Wir haben es bei der Nebenaderbildung nicht mit Folgeerscheinungen einer Verwachsung durch Blattparenchym zu tun, wie sie z.B. bei *Cystopteris fragilis* (L.) Borb., siehe Zimmermann (1965, Abb. 38) vorliegt. Bei *Cystopteris fragilis* ist die Rhachiola nur durch Mesophyllgewebe mit den Fiederchen verwachsen. Der ursprüngliche Verlauf der Aderung ist noch zu erkennen. Nebenadern entstehen durch Leitbündelverwachsung, die entweder durch Metaxylem oder durch Rindenparenchym erfolgen kann.

Trotzdem kann man das Schema des "Gleitens der Bündel im Blatt" von Zimmermann (1965, Abb. 40) anwenden. Durch die Darstellung nur der Teile, die einander homolog sind, ergab sich - neben der vom Autor beabsichtigten Erklärung - ein weiterer Hinweis, eine Arbeitshypothese:

Die erste Gabelstelle der Blattspur (Abb. 40, rechts Mitte) ist bei dem stärker verwachsenen Blatt (rechts oben) durch "basipetales Gleiten" verschwunden. Dadurch treten plötzlich zwei getrennte Blattspuren auf. Die Fiedern bzw. Sekundärfiedern einiger *Corystospermaceen* werden ebenfalls von zwei oder mehr scheinbar getrennten Blattspuren innerviert. Es galt also herauszufinden, ob es sich auch bei der Morphogenese von Nebenadern um Bündelverschiebungen handelt.

d) Zusammenfassung

Bei gleichmäßiger Verbreiterung der ganzen Spreitenbasis entsteht erst der einseitig basiskope, später der doppelseitige Nebenadertyp.

Bei nahezu ausschließlicher Förderung der basiskopen Spreitenhälfte entsteht der einseitig basiskope Typ.

(Beispiele für die beiden Typen s.o. S. 24).

II. Gemeinsame histologische und anatomische Merkmale der Pteridophylle

1. Elemente der Kutikula auf Achsen und Fiedern.

(Zur Terminologie siehe Arbeitsgruppe "Cuticulae" [Literatur]). - Auf der Oberseite ist die Kutikula stets dicker als auf der Unterseite.

a) Kutikula der Fiedern :

ℳ) Zwischen den Nerven :

Zellform: polyedrisch bis länglich - polyedrisch bis unregelmäßig.
Zellanordnung: Zellen ungleichartig. Zellanordnung vollkommen unregelmäßig.

β) Im Bereich der Nerven:

Zellform: länglich-polyedrisch, zuweilen rechteckig.

Zellanordnung: Zellen in Reihen geordnet.

b) Kutikula der Achsen :

Zellform: rechteckig, zuweilen länglich-polyedrisch.

Zellanordnung: Zellen in Reihen liegend.

Die makroskopisch sichtbaren schmalen, quer verlaufenden Warzen sind mikroskopisch nicht nachweisbar.

c) Nahtzone :

Beiderseits der Kontaktlinie zweier Zellen Verstärkung der Kutikula keilförmig nach innen, Ausbildung eines "negativen Retikulums". Naht in Aufsicht wallartig, im Querschnitt keilförmig. Wall unregelmäßig breit, glatt oder knotig. Kamm des Walls glatt bis unregelmäßig gekerbt oder gebuchtet. "Kontaktlinie" im Oberflächenbild meist gut sichtbar, im Querschnitt niemals zu erkennen. Der in Aufsicht erscheinende dunkle Strich in der Mitte des Walls repräsentiert also eigentlich keine Kontaktlinie, sondern die höchste Erhebung des Walls: Den Kamm. Es ist jedoch anzunehmen, daß die Mittellamelle die Fortsetzung des Grats (in Richtung zum Mesophyll hin) gebildet hat. Deshalb kann man ihn hier mit der Kontaktlinie identisch setzen, auch wenn die Kutikula im Querschnitt homogen erscheint. Townrow (1957) bezeichnet den Grat als "middle lamella". Dieser Terminologie kann ich nicht beistimmen. - Häufig verläuft der Kamm nicht in der Mitte des Walls. Wahrscheinlich ist er durch den Druck des Deckgesteins in eine andere Ebene gepreßt worden. Auch im Querschnitt ist dieses Artefakt zu erkennen: Die Spitze des Keils ist zuweilen[†] weit seitlich verschoben (Abb. 10 A). Kutikularschichten sind nachweisbar. Sie sind genau so ausgebildet wie bei *Lepidopteris stormbergensis* (vgl. S.15 f).

2. Anhangsgebilde der Epidermis

a) Spaltöffnungsapparate

ℒ) Lage und Verteilung

Schließzellen unter die Oberfläche der Epidermis eingesenkt. Die äußere Atemhöhle wird durch Kutinverdickungen der lateralen Nebenzellen[†] stark verengt. Anzahl der Spaltöffnungsapparate auf Ober- und Unterseite der Kutikula annähernd gleich, Verteilung und Orientierung vollkommen unregelmäßig. In Flächenansicht sind vier bis

sechs Nachbarzellen zu erkennen.

β) Räumlicher Bau

Lage der Schließzellen zwischen den beiden Kanten K und S (Abb. 10 F), parallel zur Epidermisoberfläche. Die Strecke K - L fungiert als proximale Begrenzung der lateralen Nebenzelle (vgl. auch Abb. 9 D). Bereich der lateralen Nebenzelle von K - M_1 , Bereich der lateralen Kranzzelle zwischen M_1 und M_2 (Abb. 10 C, F; 14 E; 17 H im Querschnitt, Abb. 9 D in Aufsicht). Der Hohlraum der lateralen Nebenzelle zwischen den Kanten K und M_1 ist selten so gut zu sehen wie auf Abb. 10 B. Meistens ist er (durch tektonischen Druck) zu einem Spalt zusammengequetscht worden (vgl. Abb. 10 C, D; 11 F; 13 B, C, E; 17 H).

Die polaren Enden der Schließzellen sind hochgezogen. Diese Enden können sehr verschieden gestaltet sein: Entweder sind sie kurz und gedrunken und liegen ziemlich in einer Linie mit der proximalen Begrenzung der polaren Nachbarzellen (Abb. 9 D; 11 A, B; 15 A; 16 E; 17 D). Oder die Enden sind ⁺ lang ausgezogen und reichen oft weit in den Bereich der polaren Nachbarzellen hinein (Abb. 12 C; 13 A; 14 D).

γ) Artefakte

Die Linie O (Abb. 9 D, F; 12 C, D), die über einem Teil des polaren Bereichs der Schließzellen liegt, ist wahrscheinlich nicht natürlichen Ursprungs. Die Schließzellen hatten - dem Gymnospermentyp entsprechend - im tangentialen Längsschnitt Hantelform: Zwischen den hochgezogenen polaren Enden war die Schließzelle gewölbt (Abb. 10 A; 11 D). Durch tektonischen Druck sind die Schließzellen annähernd in die Ebene der Epidermisoberfläche gepreßt worden. Man kann sich ausrechnen, wohin das überschüssige Kutinmaterial der Fläche zwischen K und S (Abb. 9 D, F) ausweichen konnte (Abb. 9 F, Pfeile). Wie weit dabei die Kante K in seitlicher Richtung verschoben wurde (mittlerer Pfeil) kann man naturgemäß nicht erkennen. Die in Richtung der flachen Schließzellole sich bildenden Falten werden jedoch im Oberflächenbild sichtbar. Es sind in der Regel mehrere parallel liegende, schmale Falten zu beobachten. Sie sind - entsprechend dem Mate-

rial, aus dem sie gebildet wurden - sehr dünn. Daher sind sie dort, wo sie über die dicke Kranzzellkutikula hinwegstreichen, nur schwer zu erkennen. Um so auffälliger erscheinen sie dagegen über den zartwandigen, stark Licht durchlässigen Schließzellpolen. Dadurch entsteht der Eindruck, als würde jeweils ein verdickter Kutinstreifen die Kante K mit der Kante S verbinden (Abb. 9 D).

♂) Vergleiche mit rezenten Cycadeen

Analoge Bildungen :

1. Die Spaltöffnungsapparate der *Corystospermaceen* und einiger rezenten Cycadeen weisen in Aufsicht entlang des Porus einen schmalen dunklen Saum auf. Zuweilen ist dieses Charakteristikum bei den *Corystospermaceen* etwas mehr in den mittleren Teil der Schließzelle verschoben (Abb. 12 C; 14 D; 16 E; 17 D), so daß der Saum nicht mehr direkt an der Spalte liegt. An den Querschnitten ist folgendes zu beobachten :

Encephalartos altensteinii zeigt entlang der Spalte eine Verdickung (Abb. 19 C; 20 C).

Bei den übrigen Cycadeen verläuft die Kutikula am Porus entweder ein kurzes Stück senkrecht in Richtung der inneren Atemhöhle, oder sie umfaßt noch den Anfang der Bauchwand und liegt dann doppelt.

Bei den *Corystospermaceen* entsteht der Eindruck einer "Verdickung" an der Spalte dadurch, daß die Enden der Schließzellen hochgezogen sind (Abb. 11 C, E). Mehr distalwärts verschobene Bildungen werden durch eine Falte verursacht (Abb. 10 B).

Zuweilen fehlt der dunkle Saum bei *Corystospermaceen*-Spaltöffnungsapparaten, oder er ist nur sehr schwach zu erkennen. Aber das sind Ausnahmefälle.

2. *Encephalartos altensteinii*, *Ceratozamia mexicana* und die *Corystospermaceen* weisen in Aufsicht schmale "Bälkchen" auf, die an den Enden der Spalte zusammenstoßen. Lage und Aussehen sind bei allen völlig gleich.

Die Schließzellpole von *Ceratozamia mexicana* und *Encephalartos altensteinii* sind hochgezogen und bilden im Querschnitt lange senkrechte Kanten I (vgl. Abb. 23 J; 20 B). Jeder Spaltöffnungsapparat hat

vier derartige Kanten. Im Flächenbild stoßen je zwei wie Bälkchen an den Enden der Spalte zusammen (vgl. Abb. 18 A; 19 A).

Bei dem *Corystospermaceen*-Spaltöffnungsapparat sind die Bälkchen als papillöse Auswüchse (Au) an den Innenwänden der lateralen Nebenzellen anzusprechen (vgl. Abb. 10 C, D; 16 D; 17 H).

Homologe Bildungen :

Bei allen ist die wirkliche Lage der lateralen Nebenzellen nur in den Querschnitten nachweisbar. Die im Flächenbild erkennbaren Nachbarzellen sind im lateralen Bereich stets als Kranzzellen anzusprechen.

Ε) Diskussion zum Bauplan

Abweichende Deutungen von Strukturen

Von einigen der bisher bekannten Merkmale gibt es Beschreibungen, mit denen meine Befunde nicht übereinstimmen:

1. Nebenzellen :

Thomas (1933), Jones & Jersey (1947), Jacob & Jacob (1950) und Townrow (1957) bezeichnen die polaren und lateralen Nachbarzellen als "subsidiary cells", Antevs (1914 c) als Nebenzellen. Seward (1903) sagt, daß sie "may be subsidiary cells". Da im lateralen Bereich ein äußeres Hautgelenk nachweisbar ist, existieren - dem *Gymnospermen*-typ entsprechend - laterale Nebenzellen. Die von den genannten Autoren in Aufsicht nachgewiesenen Zellen sind jedoch laterale Kranzzellen. Die Nebenzellen hat keiner von ihnen gefunden. Auch die polaren Nachbarzellen darf man meiner Ansicht nach nicht einfach als Nebenzellen ansprechen. Ein Polgelenk ist im Längsschnitt durch die Kutikula nicht nachweisbar, es kann jedoch trotzdem vorhanden gewesen sein. Daher müssen diese Zellen einfach als polare Nachbarzellen bezeichnet werden.

2. Kutinisierung der Schließzelle :

a) Begrenzung der Spalte :

Der dicker erscheinende Saum längs des Porus wird von Townrow (1957)

auf Abb. 6 F; 9 D als Kutinleiste gedeutet (hypothetische Schnitte).

b) Schließzellendorsalwand :

Nach Townrow (1957) existiert zwischen Schließzelle und lateraler Nebenzelle ein Kutinkeil (Abb. 6 F; 9 D). Das bedeutet, daß nach seiner Ansicht der distale Teil der Dorsalwand der Schließzelle kutinisiert ist. Jacob & Jacob (1950) sind der gleichen Meinung, denn sie schreiben : "The sides of the guard cells facing the lateral subsidiary cells are generally thickened."

3. Innenwand der lateralen Nebenzelle :

Das ist die Kante In auf Abb. 9 D; 10 F. Zu diesem Thema schreibt Thomas (1933, S. 201): "On either side of the pore this material (Innenwand der lateralen Nebenzelle) usually forms a well-defined crescentic band tapering to a fine point at each end". Die feine Linie jeweils am Ende der verdickten Innenwand liegt in Wirklichkeit nicht im Nebenzellbereich. Sie gehört zum polaren Teil der Schließzelle, und die Spitze dieser Linie ist der Punkt A (Abb. 9 F; 12 D). - Thomas: "In some species the ends of the adjacent points appear joined by a transverse line of cutin". Somit ist auch diese "transverse line" keine Verbindung zwischen den Innenwänden zweier lateraler Nebenzellen, sondern die polare Begrenzung der beiden Schließzellen (vgl. Abb. 9 F; 12 D, die Linie zwischen A und A').

Seward (1903, S. 55) vermutet, die halbmondförmigen Verdickungen seien Teile der Schließzellen: "The narrower central part of the pore is bounded by the remains of delicate cell membranes with thickened borders which possibly represent cuticular ridges of the guard cells".

Verwechslung der Corystospermaceen-Spaltöffnungsapparate mit denen von Stenopteris, Pachypteris und Thinnfeldia

Neben morphologischen und histologischen Verwechslungen mit Gattungen anderer Familien ist auch der Spaltöffnungsapparat der Corystospermaceen irrtümlich mit anderen Typen als identisch erklärt worden.

Stenopteris :

Thomas (1933) und Harris (1932, 1935) glauben, daß die "Stenopteris"-

Arten der südlichen Hemisphäre einen anderen Spaltöffnungs-Bauplan haben als die der nördlichen. Jones & Jersey (1947) dagegen meinen, die von Frenguelli (1943) vorgenommene Trennung in zwei Gattungen sei nicht gerechtfertigt. Ein Vergleich der Spaltöffnungsapparate von *Stenopteris dinosaurens* Harris, siehe Harris (1932, Abb. 31; Taf. 8, Fig. 4; 1935, Abb. 18; Taf. 5, Fig. 8, 9) und *Stenopteris astartensis* Harris, siehe Harris (1932, Abb. 32) mit denen von *Xylopteris elongata* beweist, daß Thomas und Harris Recht haben. Die Spaltöffnungsapparate von *Stenopteris dinosaurens*, siehe Harris (1932, 1935) und von *Stenopteris spec.* Lundblad (1950, Abb. 9 A - E; Taf. 5, Fig. 9 - 10, 12) erinnern in Bau und Lage eher an diejenigen von Ginkgophyten.

Pachypteris Brongniart, Hist. Veg. Foss., I, Paris (1828) :

Thomas (1954) hat erstmalig die mikroskopischen Merkmale von *Pachypteris* untersucht. Die Spaltöffnungsapparate dieser Gattung sind allein schon durch Bau und Lage ihrer Nebenzellen leicht von denen der *Corystospermaceen* zu unterscheiden.

Thinnfeldia Ettingshausen, Abh. k.k. Geolog. Reichsanst. Wien, 1(3) (1852) :

Die *Thinnfeldia*-Spaltöffnung ist immer von einem charakteristischen Ring aus Neben- und Kranzzellen umgeben, vgl. Potonié (1921, Abb. 11), Gothan (1912, Taf. 15, Fig. 1) und Lundblad (1950, Abb. 8 D; Taf. 6, Fig. 6). Somit ist sie auf den ersten Blick auch ohne Mikrotomschnitte leicht von dem Typ der *Corystospermaceen* zu unterscheiden. - Potonié (1921) hat bisher als einziger Mikrotomschnitte einer *Thinnfeldia*-Art angefertigt. Der Querschnitt des Spaltöffnungsapparates von *Thinnfeldia* (Potonié 1921, Abb. 3 - 5) unterscheidet sich vom *Corystospermaceen*-Typ durch : Die Lage der Nebenzellen, Bau und Lage des äußeren Hautgelenks und die Kutinisierung der Schließzellendorsal und -ventralwand.

b) Papillen

Bei den *Corystospermaceen* findet man teilweise Papillen auf den Epidermiszellen. Vielfach sind sie nur schwach und ohne deutliche Umrisse ausgebildet (Abb. 13 F; 14 C; 16 C). Von den kräftig entwikk-

kelten Papillen sehen etliche aus, als seien sie von einem Rand umgeben (Abb. 13 H " Pa_1 "). Bei anderen wiederum sieht man nur eine halbkreisförmige Verdickung (Pa_2 auf Abb. 13 G).

Es ist anzunehmen, daß diese Ränder Artefakte sind.

Begründung : Den großen, länglichen Papillen (Pa_3 auf Abb. 13 H) sieht man ohne weiteres an, daß sie wie eine Falte zur Seite geknickt worden sind. Dabei markiert die Linie a die Faltspur, die Linie b den Umriss der Papille. Zum Vergleich eine kleine Papille (Pa_2 , Abb. 13 H): Auch hier kann man die Kanten a und b unterscheiden. Natürlich liegen sie bei Pa_2 näher beieinander. Zwischen a und b ist die Kutikula dreischichtig. Es ist klar, daß diese Zone dadurch dunkler erscheinen muß. Damit ist auch geklärt, was Townrow (1957, Abb. 5 E, G) mit dem schwarz getuschten Teil der Papillen gemeint hat.

Die rundherum "eingerahmten" Papillen (Pa_1 , Abb. 12 A; 13 H) sind wahrscheinlich senkrecht zur Epidermisoberfläche zusammengepreßt worden. Man kann den Vorgang in einem Modellversuch wiederholen: Ein kurzer Plastikbeutel wird an den Rändern auf einer Stoffunterlage festgesteckt, dann senkrecht zur Tischoberfläche zusammengedrückt. Die dabei entstehenden Falten liegen alle im Bereich des Randes, der mittlere Teil bleibt glatt.

c) Drüsenschuppen (?), Bauplan und Morphogenese

Bei einigen *Corystospermaceen* findet man runde bis elliptische Gebilde, die Drüsenschuppen ähnlich sehen. Townrow (1957, Abb. 5 F) bezeichnet diese Strukturen als "trichom bases". Ich meine, man kann nicht ohne weiteres sehen, ob diese Reste T (Abb. 10 G, H; 12 B; 13 H; 16 B; 17 A) Trichomen oder Drüsen angehört haben.

Das ringförmige Gebilde sitzt selten auf einer einzelnen Zelle (Abb. 17 A), meistens erstreckt es sich über mehrere Zellnähte hinweg (z.B. Abb. 10 H). Immer sind zwei Kreise zu unterscheiden: Der Kreis i (Abb. 13 H) markiert die Öffnung des Gebildes zum Mesophyll (?) hin, der Kreis a die Faltspur des zusammengedrückten Hohlraums. Zuweilen erkennt man, daß die über dem Gebilde liegenden Zellnähte beginnen auseinanderzuweichen (Abb. 13 H). Bei weiter fortgeschrit-

tenen Stadien bildet sich eine sternförmige Lücke zwischen den Nähten (Taf. IV, Fig. 3). Ein ausgewachsenes Gebilde sieht einer Trichombasis mit rosettenartig um die "Fußzelle" liegenden Nebenzellen sehr ähnlich (Taf. IV, Fig. 4). Es könnte sich um eine Art Drüsen- schuppe gehandelt haben, die ein Sekret durch die sich bildende Öffnung in der Kutikula nach außen abgegeben hat.

Es muß aber noch eine andere Möglichkeit in Betracht gezogen werden: Die runde Narbe könnte der Rest eines Haares sein. Dann würden dort, wo Lücken unter den Narben zu finden sind, jüngere Stadien vorliegen, bei denen die Kutinisierung der Abbruchstellen noch unvollständig ist.

III. Diagnosen der einzelnen Gattungen und Arten

Es wird nur eine Aufzählung der gattungs- und artspezifischen Kennzeichen gegeben. Die für alle Corystospermaceen verbindlichen Merkmale sind in Teil I und II ausführlich behandelt und werden hier nicht wiederholt.

1. Genus Xylopteris Frenguelli, Rev. Mus. La Plata, n.s. 2, pal. 12 (1943).

Typ Species : Xylopteris elongata (Carruthers) Frenguelli, ibid. - Abb. 7 A - C; 9 A - F; 10 A - D; Taf. III, Fig. 5; Taf. V, Fig. 1.

Synonyme (Auswahl) :

- 1872 Sphenopteris elongata Carruthers, Taf. 27, Fig. 1.
- 1883 Sphenopteris elongata Tenison-Woods.
- 1908 Stenopteris elongata Seward, Taf. 7, Fig. 2; Taf. 11, Fig. 3.
- 1909 Stenopteris rigida Dun, Taf. 50, Fig. 1, 2.
- 1927 Stenopteris densifolia Du Toit, Abb. 13 A; 14 A, B.
- 1933 Stenopteris longifolia Thomas, Abb. 51.
- 1938 Stenopteris elongata Frenguelli, Taf. 6, Fig. 15 - 17.
- 1943 Xylopteris elongata Frenguelli, Abb. 30 A, B.

- 1947 *Stenopteris elongata* Jones & Jersey, Taf. 2, Fig. 5 a;
Taf. 3, Fig. 1; Taf. 5, Fig. 2 b; Abb. 15 a, b.
- *Stenopteris spinifolia* Jones & Jersey, Taf. 2, Fig. 6;
Abb. 15 c; 17.
- 1962 *Xylopteris elongata* Townrow, Abb. 3 A; 5 B, C; 6 E, F;
7 C; 8 F, H; Taf. 25, Fig. 4, 5.

Makroskopische Merkmale :

Fiedern nadelartig, bis 5 cm lang, 1 - 2 mm breit, einnervig (Abb. 7 A - C); Fiedern einfach oder mit höchstens einem Paar Sekundärfiedern versehen. Zwischen der einfachen Form (Abb. 8/A1) und der Form mit einem Paar Fiedern 2. Ordnung (Abb. 8/A4) sind alle Stadien der Sekundärfiederbildung zu beobachten (Abb. 8/A2, A3), vgl. S. 24 . Sind zwei Sekundärfiedern vorhanden, dann sind sie entweder gleichwertig (Abb. 8/A4), oder es liegt Katatonie vor (Abb. 8/A5).

Mikroskopische Merkmale :

Rhachis : Zellform und Zellanordnung s.o. S.36. Periklinalwände der Achsenoberseite mit Kutikularstreifung versehen. Streifen innerhalb einer Zelle parallel, innerhalb des Gewebes in wechselnder Richtung verlaufend (Abb. 9 B). Einzelstreifen gerade oder nur schwach unduliert. Unterhalb der Gabelstelle des Wedels Kutikularstreifung noch ausgeprägter, oft wulstartig (Abb. 9 C). Nahtzone s.o. S.36. Wall unregelmäßig breit, glatt oder knotig. Kamm des Walls glatt bis unregelmäßig gekerbt oder gebuchtet (weiteres s.o. S. 36).

Fiedern : Zellform und Zellanordnung s.o. S. 35. Periklinalwände der Oberseite mit Kutikularstreifung versehen (Abb. 9 A). Streifung ebenso ausgebildet wie auf der Rhachis oberhalb der Gabelstelle des Wedels (s.o. und vgl. Abb. 9 B). Nahtzone s.o. S.36. Wall unregelmäßig breit, glatt oder knotig. Kamm des Walls glatt bis unregelmäßig gekerbt oder gebuchtet (weiteres s.o. S. 36). Als Besonderheit finden sich zuweilen transversale Unterbrechungen im Wall (Abb. 9 A Pfeil). Dadurch wird der Wall in mehrere gleiche oder verschieden lange Abschnitte unterteilt (vgl. Arbeitsgruppe "Cuticulae", Taf. 1, Fig. 5 B).

Anhangsgebilde der Epidermis :

Spaltöffnungsapparate : Nach dem *Corystospermaceen*-Typ gebaut (s.o. S. 36 ff). Typische Spaltöffnungsapparate auf Abb. 9 D, E in Aufsicht; Abb. 9 D von der Innenseite der Kutikula her betrachtet, Abb. 9 E von der Außenseite. Querschnitte auf Abb. 10 B - D. Längsschnitt: Abb. 10 A. Streckenweise stehen die Spaltöffnungsapparate auf Achse und Fiedern alle in Längsrichtung geordnet, meistens sind sie jedoch wie bei den übrigen *Corystospermaceen* vollkommen unregelmäßig orientiert.

Papillen : Fehlen.

Drüschuppen : Auf Rhachis und Fiedern sehr selten zu finden.

2. Genus *Dicroidiopsis* Frenguelli, Rev. Mus. La Plata, n. s. 2, pal. 12 (1943).

Wedel zweifach gefiedert. Oder Primärfiedern am Rand mit $\pm$ tiefen Buchten versehen. Sekundärfiedern bzw. Primärfiedersegmente mindestens ein Paar, höchstens sechs Paar. Nervatur fiedrig. Nebenadern vom einseitig basiskopen Typ. Mittelrippe nicht nachgewiesen.

Dicroidiopsis spinifolia (Tenison-Woods) Eggert, comb. nov.

Abb. 10 E, G, H; 11 A - F; Taf. II, Fig. 1; Taf. IV, Fig. 3, 4.

Synonyme (Auswahl):

- 1883 *Trichomanides spinifolium* Tenison-Woods, Taf. 3, Fig. 7.
- 1890 *Trichomanides spinifolium* Feistmantel.
- 1908 *Stenopteris elongata* Seward, Taf. 7, Fig. 3.
- 1927 *Stenopteris elongata* Du Toit, Taf. 19, Fig. 1; Abb. 12 E.
- 1943 *Xylopteris spinifolia* Frenguelli, Abb. 32.

Makroskopische Merkmale :

Fiedern entweder mit zwei bis sechs Paar Sekundärfiedern versehen (Abb. 8/B1, B2) oder am Rand nur $\pm$ tief gebuchtet (Abb. 8/B3, C1),

vgl. S.24 ,26 . Sekundärfiedern stets einnervig, Laminarsäume schmal. Bei den Fiedern mit verwachsenen Segmenten sind die Fiederenden häufig bis zu 1 cm lang (Abb. 8/B3; Taf. II, Fig. 1). Im Bereich der Wedelspitze vorwiegend Fiedern vom Typ Abb. 8/C1.

Mikroskopische Merkmale :

Rhachis: Zellform und Zellanordnung s.o. S.36 . Periklinalwände der Oberseite mit sehr feiner Kutikularstreifung versehen (erst bei 400-facher Vergrößerung erkennbar). Häufig hat man bei Ober- und Unterseite den Eindruck, als sei das Gewebe in Längsrichtung der Achse in Zonen aufgeteilt (Abb. 10 H). Dabei sind in vier und mehr nebeneinanderliegenden Zellreihen die Antiklinalwände wulstartig verdickt. Zwischen zwei solchen Bereichen liegt jeweils ein Streifen mit normalen Epidermiszellen. Nahtzone s.o. S.36.

Fiedern (und Rhachiola) :

Zellform, Zellanordnung und Nahtzone s.o. S.35 f. Zelloberfläche : ohne Kutikularstreifung. Bereich der Nerven : s.o. S.35 ; daneben als charakteristisches Merkmal wulstförmige Verdickungen nachweisbar wie bei der Kutikula der Rhachis. Die Verdickungen umfassen hier jedoch nur höchstens zwei Zellreihen (Abb. 10 E).

Anhangsgebilde der Epidermis :

Spaltöffnungsapparate : Nach dem *Corystospermaceen*-Typ gebaut (s.o. S. 36 ff). Typische Spaltöffnungsapparate : Abb. 11 A von der Außenseite der Kutikula aus (Nebenzellanteil scharf). Abb. 11 B von der Innenseite der Kutikula aus (Schließzellbereich scharf). Querschnitte : Abb. 11 C, E, F. Längsschnitt : Abb. 11 D.

Papillen : Fehlen.

Drüenschuppen : Reichlich auf Unter- und Oberseite der Rhachis (Abb. 10 H) und auf der Unterseite der Fiedern und der Rhachiola (Abb. 10 G).

Dicrodiopsis spinifolia (Jones & Jersey) subspec. *gracilis* Eggert,
subspec. nov.

Synonym :

1947 *Stenopteris spinifolia* Jones & Jersey, Abb. 18; Taf. 3,

Fig. 2.

Alle Fiedern stets mit Sekundärfiedern versehen. Fiederformen Abb. 8/A4 - B2 als Ausdruck der Heterophyllie an einem Wedel (vgl. S.19, 24). Laminarsäume stets sehr schmal. Daher subsp.-Name *gracilis*. Tendenz zu Tertiärfiederbildung (Jones & Jersey 1947, Abb. 18).

Dicroidiopsis incisa (Du Toit) Frenguelli, Rev. Mus. La Plata, n. s. 2, pal. 12 (1943).

Abb. 11 G; 12 A - E; 13 A - E; Taf. IV, Fig. 1; Taf. V, Fig. 2.

Synonyme :

1879 *Gleichenia dubia* Feistmantel, Taf. 15, Fig. 8.

1883 *Sphenopteris baileyana* Tenison-Woods, Taf. 4, Fig. 2.

1927 *Pachypteris incisa* Du Toit, Abb. 8 A - C.

Makroskopische Merkmale :

Wedel einfach gefiedert. Fiedern länglich (Abb. 8/C2) oder gedrungener (Abb. 8/C1, C3, C4). Fiedern stets $\pm$ tief gebuchtet. Nervatur s.o. S. 24). Mittelrippe nicht nachgewiesen, Nebenadern vom einseitig basiskopen Typ.

Mikroskopische Merkmale :

Rhachis : Zellform und Zellanordnung s.o. S.36 . Zelloberfläche: Kutikularstreifung auf der Oberseite kräftig, auf der Unterseite fehlend oder höchstens schwach ausgebildet. Zellen mit außergewöhnlich dicken Wänden versehen (Abb. 12 B), Nahtzone dadurch wulstartig verstärkt. Naht stets gerade, Kamm gerade und ca. doppelt so breit wie bei den übrigen *Corystospermaceen*.

Fiedern :

Zellform und Zellanordnung s.o. S.35. Zelloberfläche: Kutikularstreifung nur auf der Oberseite, auf den lateralen Kranzzellen kräftig, auf den übrigen Epidermiszellen schwach ausgebildet. Nahtzone s.o. S.36 f).

Anhangsgebilde der Epidermis :

Spaltöffnungsapparate : Nach dem *Corystospermaceen*-Typ gebaut. (s.o. S. 36 ff). Typisch für diese Art ist die *Kutikularstreifung* auf den lateralen Kranzzellen. Sie ist jedoch nur auf der Oberseite zu erkennen (Abb. 11 G; 12 C; 13 A). Der Spaltöffnungsapparat der Unterseite trägt keine artspezifischen Merkmale. Eigenartigerweise ist die Streifung der Kranzzellen auf der Fiederoberseite häufig im polaren Bereich der Schließzellen unterbrochen (Abb. 12 C; 13 A). Ab und zu findet man bei dieser Art Spaltöffnungen mit extrem langen polaren Enden (Abb. 12 C, D). Querschnitte : Abb. 12 E, 13 B - E; Taf. V, Fig. 2.

Papillen :

Nur auf der Unterseite der Fiedern (Abb. 12 A).

Drüsenschuppen :

Auf der Ober- und Unterseite der Rhachis häufig (Abb. 12 B), auf den Fiedern nicht nachgewiesen.

3. Genus *Dicroidium* Gothan, Abh. Naturh. Ges. Nürnberg, 19
(3) (1912).

Typ Species : *Dicroidium odontopteroides* (Morris) Gothan, ibid. -
Abb. 13 F - H; 14 A - E; 15 A; Taf. II, Fig. 2, 3.

Synonyme siehe Townrow (1957, S. 33 f) und Jongmans & Dijkstra (1959).

Makroskopische Merkmale :

Wedel einfach gefiedert. Fiedern stets ganzrandig (Taf. II, Fig. 2, 3), mit der ganzen Spreitenbasis an der Rhachis angeheftet. In älteren Fiedern teilweise Ausbildung einer Mittelrippe (vgl. S. 27 ff) (Abb. 8/D2, D3). Nebenadern vom einseitig basiskopen Typ, selten vom doppelseitigen Typ (vgl. S. 35).

Mikroskopische Merkmale :

Rhachis : Kutikula innerhalb der Art sehr variabel. Zellform und Zellanordnung s.o. S. 36 . Zelloberfläche : Ohne Kutikularstreifung.

Nahtzone : Wall meist glatt, unregelmäßig breit, Kamm gerade (Abb. 14 A) oder gebuchtet (Abb. 13 H). Auf manchen Exemplaren sind Papillen in Vielzahl zu finden, auf anderen fehlen sie völlig.

Fiedern :

Kutikula ebenfalls sehr variabel (vgl. Townrow 1957). Ist die Fieder- oberseite papillenfrei (Abb. 14 B), dann sind auf der dazu gehö- renden Unterseite Papillen nur andeutungsweise ausgebildet (Abb. 13 F). Finden sich dagegen auf der Oberseite Papillen (Abb. 14 C), so er- scheinen sie auf der Unterseite besonders kräftig entwickelt (Abb. 13 G).

Anhangsgebilde der Epidermis :

Spaltöffnungsapparate : Nach dem Corystospermaceen-Typ gebaut (s.o. S. 36 ff). Nachbarzellen im allgemeinen ebenso verschieden groß und unregelmäßig liegend wie bei den übrigen Corystospermaceen (Abb. 13 F; 14 C, D; 15 A). Zuweilen ist jedoch eine ausgeprägt ring- förmige Anordnung der Nachbarzellen zu beobachten (Abb. 14 A, B). Auf den Schließzellen ist selten eine feine Querstreifung erkennbar (Abb. 15 A). Die Spaltöffnungsapparate auf den Achsen sind häufig von dicken Papillen völlig überdeckt (Abb. 13 H, "Spa₁").

Drüsenschuppen :

Nur auf Ober- und Unterseite der Achsen; zahlreich auf Kutikulen mit gebuchtetem Kamm und Papillen (Abb. 13 H), völlig fehlend auf Kutikulen mit geradem Kamm und papillenfreien Zellen (Abb. 14 A).

4. Genus Zuberia Frenguelli, Rev. Mus. La Plata, n. s. 2, pal. 12 (1943).

Wedel doppelt oder dreifach gefiedert. Rhachiola stets kräftiger ent- wickelt als die Seitennerven höherer Ordnung (im Gegensatz zu den doppelt gefiederten Formen von *Dicroidiopsis*). Bildung von Zwischen- fiedern. Zahl der Fiedersegmente bei ausgewachsenen Exemplaren häu- fig über zehn.

Zuberia tripinnata (Jones & Jersey) Eggert, comb. nov.

Abb. 15 B - E.

Synonym :

1947 Stenopteris tripinnata Jones & Jersey, Abb. 15 f; 19; Taf. 4,
Fig. 1 a; Taf. 5, Fig. 1.

Makroskopische Merkmale :

Wedel dreifach gefiedert. Tertiärfiedern stets drei, einnervig
(Abb. 15 B).

Mikroskopische Merkmale :

Rhachis und Rhachiola : Zellform und Zellanordnung s.o. S.36 .
Zelloberfläche : Auf der Oberseite mit kräftiger und charakteristi-
scher Kutikularstreifung versehen: Einzelstreifen unduliert bis
zickzackförmig (Abb. 15 C, E); Streifung insgesamt netzartig (Abb.
15 E).

Tertiärfiedern :

Zellform und Zellanordnung s.o. S.35 . Zelloberfläche : Kutikular-
streifung auf der Oberseite in dem an die Rhachiola angrenzenden
Bereich noch schwach zu erkennen. Spitzen der Tertiärfiedern ohne
Streifung.

Anhangsgebilde der Epidermis :

Spaltöffnungsapparate : Nach dem Corystospermaceen-Typ gebaut
(s.o. S.36 ff). Schließzellen meistens mit feiner Querstreifung
versehen (Abb. 15 C, D).

Papillen : Fehlen.

Drüsenschuppen : Sehr selten, nur im Bereich der Rhachis und
Rhachiola nachgewiesen.

Zuberia superba (Shirley) Eggert, comb. nov.

Ab. 15 F, G; 16 A - D; 17 G, H; Taf. III, Fig. 3, 4.

Synonyme siehe Townrow (1957, S. 43).

Makroskopische Merkmale :

Wedel doppelt gefiedert. Habitus siehe Townrow (1957, Abb. 8 A). Sekundärfiedern glattrandig oder höchstens schwach gewellt (Abb. 15 G). Nervatur in jungen Sekundärfiedern fiedrig (Townrow 1957, Abb. 7 E); ältere Fiedern mit isotomen Gabeladern versehen (Abb. 15 G).

Die Pflanze hat große Ähnlichkeit mit *Zuberia Feistmanteli*. Leider existieren in der Umkomaas-Sammlung nur zwei Fiedern ohne Verbindung zur Rhachis (Taf. III, Fig. 3, 4). Da *Zuberia superba* eine völlig andere Kutikularstruktur aufweist als *Zuberia Feistmanteli*, soll sie vorerst als eigene Art betrachtet werden.

Mikroskopische Merkmale :

Rhachiola : Zellform und Zellanordnung s.o. S.36 . Zelloberfläche: Auf der Unterseite unspezifisch. Die Periklinalwände der Zellen auf der Oberseite sind meistens mit runden bis elliptischen Vertiefungen versehen ("v" auf Abb. 16 B). Die Kutikula ist über diesen Stellen sehr dünn. Bei 80-facher Vergrößerung sehen die Zellen aus, als seien sie siebartig "durchlöchert".

Sekundärfiedern :

Typisches Bild der Kutikula: Abb. 16 C. Zellform und Zellanordnung s.o. S.35 . Zelloberfläche: Unspezifisch.

Anhangsgebilde der Epidermis :

Spaltöffnungsapparate: Nach dem *Corystospermaceen*-Typ gebaut (s.o. S. 36 ff). Typisch ist die starke Kutinisierung der lateralen Kranzzellen und z.T. auch der polaren Nachbarzellen (Abb. 15 F; 16 A, C) (vgl. auch Townrow 1957, Abb. 7 F). Auf den lateralen Kranzzellen ist zuweilen Kutikularstreifung zu beobachten (Abb. 15 F; 16 A). Die außergewöhnliche Verdickung der Kranzzellen ist auch im Querschnitt nachweisbar: Abb. 16 D; 17 G, H.

Papillen :

Schwach ausgebildet (Abb. 16 C); nur auf der Unterseite der Sekundärfiedern nachgewiesen.

Drüsenschuppen : Nur auf der Oberseite der Rhachiola nachgewiesen (Abb. 16 B).

Zuberia Feistmanteli (Johnston) Frenguelli, Rev. Mus. La Plata, n. s. 2, pal. 12 (1943).

Abb. 16 E; 17 A - F; Taf. III, Fig. 1.

Synonyme siehe Townrow (1957) und Jongmans & Dijkstra (1959).

Makroskopische Merkmale :

Wedel doppelt gefiedert, Sekundärfiedern teilweise ⁺ weitgehend miteinander verwachsen. Nervatur in jungen Sekundärfiedern fiedrig; in älteren liegt eine scheinbar isotome Gabeladerung vor (vgl. S.33 f).

Mikroskopische Merkmale :

Rhachis und Rhachiola : Zellform und Zellanordnung s.o. S.36. Zelloberfläche unspezifisch. Im Bereich der Kranzzellen teilweise feine Kutikularstreifung nachweisbar (Abb. 17 B). Nahtzone : Wall stets gerade, Kamm gerade (Abb. 17 B).

Sekundärfiedern :

Zellform und Zellanordnung s.o. S.35 . Nahtzone : Typisch für diese Art: Wall zwar unregelmäßig knotig, Knoten jedoch nicht rund wie z.B. bei *Dicroidiopsis spinifolia* (Abb. 11 A), sondern in der Mitte spitz zulaufend (Abb. 17 A).

Anhangsgebilde der Epidermis :

Spaltöffnungsapparate : Nach dem *Corystospermaceen*-Typ gebaut (s.o. S.36 ,46 ff). Typisch für diese Art: Spaltöffnungsapparate sehr schmal (Abb. 16 E; 17 D), selten so breit wie auf Abb. 17 C. Das äußere Hautgelenk (Strecke zwischen K und L, vgl. Abb. 10 F) ist kurz (Abb. 17 D). Ab und zu findet man Spaltöffnungsapparate, bei denen das äußere Hautgelenk proximalwärts verschoben ist und dadurch im Bereich der äußeren Atemhöhle liegt (Abb. 16 E). Es ist jedoch nicht gelungen, von *Zuberia Feistmanteli* ein entsprechendes Schnittbild zu erhalten. Dafür ist ein solch außergewöhnlicher Querschnitt bei *Dicroidiopsis spinifolia* aufgefunden worden, obwohl bei dieser Art eine Verschiebung des äußeren Hautgelenks selten auftritt (Abb. 11 C).

Papillen : Nur auf Ober- und Unterseite der Sekundärfiedern nachgewiesen (Abb. 17 A).

Drüsenschuppen : Ebenfalls nur auf beiden Seiten der Sekundärfiedern (Abb. 17 A).

Vergleichende Untersuchungen an Spaltöffnungsapparaten
=====
rezenten Cycadeen
=====

Untersuchungsziel :
=====

Schnitte durch die Kutikula der Spaltöffnungsapparate rezenten Cycadeen sind ursprünglich als Vergleichsmaterial zu den Fossilien angefertigt worden, um folgende Frage zu beantworten:

Kann man den räumlichen Bau eines Gymnospermen-Spaltöffnungsapparates rekonstruieren, wenn nur die kutinisierten Außenschichten der Epidermis zur Verfügung stehen?

Schon Florin (1933) hielt Mikrotomschnitte inkohlter Fossilien für notwendig. Die Arbeitsgemeinschaft "Cuticulae" (1964) vertritt die gleiche Ansicht.

Die Spaltöffnungsapparate der Peltaspermeen und Crystospermeen entsprechen ebenso wie die der rezenten Cycadeen dem Gymnospermentyp von Porsch (1905) und Guttenberg (1956). Außerdem sind alle drei nach dem haplocheilen Typ gebaut (vgl. Florin [1931] und Arnold [1953]). Die rezenten Cycadeen bieten somit eine ideale Vergleichsmöglichkeit zu den mesozoischen Funden.

Über den Bau der Spaltöffnungsapparate rezenten Cycadeen existiert nur wenig Literatur. Untersuchungen darüber, an welchen Stellen im Aufsichtsbild die einzelnen, an den Schnitten erkennbaren Bauelemente der Zelltypen wiederzufinden sind, fehlen. Deshalb wird in der vorliegenden Arbeit versucht, (neben der Beantwortung der oben gestellten Frage) etwas zur Kenntnis dieser Spaltöffnungsapparate beizutragen.

Zur Darstellung der Strukturen in Aufsicht ist vielfach die reine Kutikula abgebildet worden, siehe z.B. Florin (1933), Rošov (1962),

Greguss (1957, 1962), Pant & Nautiyal (1963), weil man so einen viel besseren Eindruck von den einzelnen Typen erhält. Aber niemand hat versucht, die abgelösten Kutikulen auch zu schneiden. Die Kutikula hat an der Gestaltung des Cycadeen-Spaltöffnungsapparates einen wesentlichen Anteil, weil sie nicht nur die äußere Atemhöhle auskleidet, sondern auch häufig Keile und Lamellen von z.T. ungewöhnlicher Dicke oder Länge zwischen die einzelnen Stomata-Nachbarzellen treibt. An Epidermispräparaten allein ist der Feinbau der Spaltöffnungsapparate nicht zu ermitteln. Auch die von Porsch (1904) angewendete Methode, vollständige Spaltöffnungsapparate in Aufsicht in optische Schnitte zu zerlegen, ist bei den Cycadeen nur bedingt brauchbar. Sie kann nur dazu dienen, die Lage von Schließ- und Nachbarzellen festzustellen. Zahlreiche im Oberflächenbild über- und nebeneinanderlaufende Linien sind nur an Hand von Schnitten durch die reine Kutikula erklärbar.

Kutikularschichten sind nicht nachgewiesen worden. Nach Florin (1921) fehlen diese bei den meisten Cycadeen.

Allgemeine Hinweise, wie einzelne Linien in Schnittbildern auf räumliche Gebilde zu beziehen sind, werden von Adam & Czihak (1964, S. 515) gegeben.

Zur Terminologie der Zelltypen an den Spaltöffnungsapparaten :

Im wesentlichen wird die Terminologie von Florin (1931, S. 57 f) angewendet. Da sie von Florin eingehend erläutert worden ist, kann auf eine Wiederholung an dieser Stelle verzichtet werden. Lediglich der Begriff "2. äußere laterale Kranzzelle" wird neu eingeführt.

Ceratozamia mexicana Brongn.

=====

Abb. 18 A - F; 19 E; 23 J.

Im Oberflächenbild (Abb. 18 A) sind 4 - 6 Nachbarzellen zu erkennen. Die äußersten lateralen Nachbarzellen müssen dem Querschnitt (Abb. 18 C) gemäß als 2. äußere laterale Kranzzellen angesprochen werden. Vereinzelt finden sich Querschnitte, bei denen anstelle der zwei unverholzten Kranzzellen nur eine liegt (Abb. 19 E). Dann ist die den Eingang der äußeren Atemhöhle begrenzende Zelle als äußere laterale Kranzzelle zu bezeichnen. Wichtig ist, daß zuoberst stets eine verholzte Nachbarzelle liegt. Florin (1933, S. 19, Abb. 6 a) ist anderer Meinung: Er kennzeichnet die oberste laterale Kranzzelle als Nebenzelle. Auf Grund seiner Terminologie (1931, S. 57 f) kann diese Zelle aber wegen ihrer Lage und des fehlenden Hautgelenkes niemals eine Nebenzelle sein. Er verweist dabei auf die quer geschnittene Kutikula (1933, S. 18, Abb. 5 b): Aber die Kanten des Querschnittes sind nicht sinngemäß auf die Linien des Aufsichtsbildes bezogen worden. Bei Abb. 5 b liegt die laterale Nebenzelle richtigerweise senkrecht zur Epidermisoberfläche, kann somit in Aufsicht gar nicht zu sehen sein. Außerdem hat Florin den kleinen Kutinkeil zwischen den beiden unverholzten Nachbarzellen übersehen. An der Stelle, die Florin der lateralen Nebenzelle zuerkennt, liegen immer mindestens zwei Zellen, die laterale Neben- und die laterale Kranzzelle (Abb. 18 C, D, E; 19 E). Allerdings ist der Kutinkeil μ zwischen diesen beiden Zellen sehr klein und leicht zu übersehen, besonders auf Schnitten durch den ganzen Spaltöffnungsapparat. Das Kutikula-Querschnittsbild kann aber niemals Auskunft darüber geben, ob nicht etwa drei unverholzte Nachbarzellen übereinander-gelegen haben wie auf Abb. 18 C. In diesem Fall trennt der kleine Keil μ nicht Neben- und Kranzzelle, sondern Kranzzelle und äußere Kranzzelle. Die Trennungsstelle zwischen Neben- und Kranzzelle hingegen wird dann in der Kutikula nicht markiert (Abb. 18 C).

Die Kutikula bildet über dem distalen Teil der Schließzellen-Dorsalwand einen dicken Keil aus, der mit seiner Spitze B zwischen Schließ- und laterale Nebenzelle eindringt (Abb. 18 C, D, E). Auf Kutikula-Querschnitten von höchstens $4\frac{1}{2}$ Dicke sind merkwürdige dreieckige Aussparungen in der Mitte dieses Keils zu beobachten (Abb. 18 D, E).

Diese Lücken scheinen nicht ununterbrochen den Keil zu durchziehen, sonst müßten sie auch auf dickeren Schnitten zu finden sein. Im vollständigen Epidermis-Querschnitt (Abb. 18 C) sind sie niemals nachzuweisen. Aus diesem Grund ist das Phänomen bisher wohl auch nicht entdeckt worden.

In Aufsicht scheint der Porus von einer "Leiste" eingefasst zu sein (Saum zwischen S und Q auf Abb. 18 A). In Wirklichkeit verläuft die Kutikula an der Spalte ein Stück weit senkrecht in Richtung der inneren Atemhöhle und erscheint daher, von der Oberfläche her betrachtet, dunkler (Abb. 18 D; 18 E links). Oder sie umfaßt noch den Anfang der Bauchwand und liegt dann doppelt (Abb. 18 C; 18 E rechts).

In Aufsicht (Abb. 18 A) erscheint von der Spalte aus in seitlicher Richtung als nächstes die Kante A. Es ist die in die äußere Atemhöhle hinein vorgewölbte proximale Begrenzung zweier unverholzter Nachbarzellen (Abb. 18 C, D, E). Die Kante D markiert die dadurch entstandene Bucht im Bereich des Keils, der Schließ- und laterale Nebenzelle trennt (Abb. 18 A - E). D ist auch in Oberflächenansicht immer deutlich zu erkennen. Ist die proximale Begrenzung der verholzten lateralen Kranzzone E ein wenig vorgewölbt (Abb. 18 C rechts, E rechts), wird man sie im Flächenbild entsprechend zwischen D und A finden (Abb. 18 A links). Verläuft E ziemlich weit seitlich (Abb. 18 D links) erscheint sie in Aufsicht folglich seitlich neben D (Abb. 18 A rechts).

Nun zu den Spitzen der Keile : Die Spitze B des Keils zwischen Schließ- und lateraler Nebenzelle liegt (abgesehen von der distalen Begrenzung F der verholzten äußeren lateralen Kranzzone) am weitesten außen (Abb. 18 A - E). Die Spitze M (Abb. 18 D, E) ist naturgemäß wegen der Kürze des Keils nicht in Aufsicht wiederzufinden. - Der Keil zwischen verholzter und unverholzter Nachbarzelle wirkt eher wie eine Lamelle. Wir können die Spitze dieser "Lamelle" C (Abb. 18 D links, E links) im Flächenbild sehen, wenn die Lamelle so lang ist wie bei den genannten Beispielen.

Im polaren Bereich der Schließzellen sind keine Hautgelenke nachzuweisen (Abb. 18 F). Die Schließzellen werden nur von polaren Kranz-

zellen umgeben. Am Längsschnitt sind drei Kanten zu unterscheiden: H ist die proximale Begrenzung der polaren Kranzzelle (Abb. 18 F; 23 J). Bei G endet die Kutinisierung der Schließzelle. Da die Schließzellen an den Polen hochgezogen sind, (die Kante H der polaren Kranzzelle [Abb. 18 F] liegt in gleicher Höhe wie die Kante E der verholzten lateralen äußeren Kranzzelle [Abb. 18 C]) entsteht die lange, senkrechte Kante I (Abb. 18 F; 23 J). Diese erscheint (infolge der Massendicke des Kutins) in Aufsicht dunkel (Abb. 18 A, B). Bei den *Corystospermaceen*-Spaltöffnungsapparaten gibt es eine Bildung, die genau so aussieht - natürlich nur in Aufsicht - , denn es handelt sich um eine Analogie (vgl. S.38).

Encephalartos altensteinii Lehmann

=====

Abb. 19 A - D; 20 A - C; Taf. IV, Fig. 5.

In Aufsicht sind - wie bei *Ceratozamia mexicana* (vgl. S. 55)-4 - 6 Nachbarzellen um die Öffnung der äußeren Atemhöhle gelagert. Im lateralen Bereich der Schließzellen sind es die verholzten lateralen Kranzzellen (Abb. 19 D), an den Polen jedoch die unverholzten polaren Nebenzellen (Abb. 20 A). Polgelenke sind hier wie auch bei *Cycas circinalis* (vgl. S.62) einwandfrei nachzuweisen. Dieser Befund steht in Widerspruch mit den Angaben von Florin (1931): Er glaubt, daß das Fehlen von Polgelenken ein gemeinsames Merkmal der *Cycadales* sei.

Der Kutinkeil oder besser gesagt die Kutinlamelle zwischen lateraler Nebenzelle und lateraler Kranzzelle ist in der Regel sehr lang und dünn (Abb. 19 C, D; 20 C). Man kann die Ausmaße dieser Lamelle im Flächenpräparat nur genau feststellen, wenn die Kutikula von allen übrigen Zellbestandteilen absolut frei gewaschen ist. Das leuchtet sofort ein, wenn man Abb. 19 A betrachtet: Das Flächenbild des Kutin"skeletts" dieses Spaltöffnungsapparates ist das komplizierteste der hier untersuchten Typen.

Bei der Bezeichnung der Kanten fangen wir wieder an der Spalte S (Abb. 19 A) an: Der schmale, dunkle Saum ist diesmal wirklich eine

leistenartige Verdickung, (der einzige Fall einer Leistenbildung bei den hier untersuchten fossilen und rezenten Objekten) (vgl. Abb. 19 C, D; 20 C). In seitlicher Richtung folgt die Kante A als vorgewölbte proximale Begrenzung der lateralen Kranzzelle. Ist D, die proximale Begrenzung der lateralen Nebenzelle auch ein wenig in die äußere Atemhöhle hinein vorgedrungen, (Abb. 20 C rechts) liegen D und A in Aufsicht fast übereinander (Abb. 19 A rechts). Finden wir hingegen D ziemlich weit seitlich verschoben (Abb. 19 C; 20 C links) - ähnlich wie D bei *Ceratozamia mexicana* (vgl. Abb. 18 D, E) - erhalten wir eine - Abb. 19 A links - gemäße Aufsicht.

B ist wiederum die Spitze des Keils zwischen Schließzelle und lateraler Nebenzelle und C die Spitze der langen Lamelle zwischen lateraler Neben- und lateraler Kranzzelle (vgl. Abb. 19 C; 20 C mit Abb. 19 A, B).

Im polaren Bereich der Schließzelle wird wie bei *Ceratozamia mexicana* (vgl. Abb. 18 F; 23 J) die Kontur I gebildet. Der Längsschnitt (Abb. 20 A, B) zeigt, daß die proximale Begrenzung der polaren Nebenzelle H in die äußere Atemhöhle hinein vorgewölbt sein kann. Dadurch liegt in Aufsicht H in Richtung zur äußeren Atemhöhle hin vor I (Abb. 19 A unten rechts). Bei *Ceratozamia mexicana* ist es genau umgekehrt (vgl. Abb. 18 F; 23 J mit 18 A).

Erwähnenswert sind noch die ausgeprägten Keile zwischen Schließzellen und polaren Nebenzellen (Abb. 20 A, B). Somit ist die Kutikula ziemlich weit über die Schließzellpole vorgedrungen und endet bei G (vgl. Abb. 19 A, B). Dieser Befund widerspricht den Angaben von Greguss (1957): "The tips of the bean-shaped closing cells are obliquely cut off towards the centre and are a little concave". Greguss hat irrtümlicherweise die Kante I für die polare Grenze der Schließzelle gehalten (vgl. Abb. 19 A, B mit 20 A).

Dioon edule Lindley

=====

Abb. 20 D - F; 21 A - C.

Die Spaltöffnungsapparate von *Dioon edule* und *Dioon spinulosum* Dyer sind so ähnlich gebaut, daß nur *Dioon edule* besprochen werden soll.

Wie bei *Cycas revoluta* (vgl. S.61) sind die Schließzellen sehr tief unter das Niveau der Epidermis eingesenkt. Während *Cycas revoluta* nur eine Schicht kreisförmig angeordneter Kranzzellen besitzt, liegen bei *Dioon* die Verhältnisse komplizierter: Die die Öffnung der äußeren Atemhöhle umkleidenden Zellen sind nicht alle morphologisch gleichwertig. Im lateralen Bereich sind die obersten Zellen als 2. äußere laterale Kranzzellen anzusprechen. An den Polen finden wir je eine ausgeprägt große und eigenartig gebaute polare Kranzzelle (vgl. Abb. 21 B mit 21 A). Laterale und polare Randzellen sind der Definition von Schenk (1867) entsprechend als "Wallzellen" zu bezeichnen. Thomas & Bancroft (1913, Abb. 10; Taf. 18, Fig. 6) nennen die 2. äußere laterale Kranzzelle bei *Dioon* "subsidiary cell" und die drei darunterliegenden Nachbarzellen "intercalated subsidiary cells". Aus Text und Abbildungen geht jedoch nicht hervor, daß nur die unterste, unmittelbar an die Schließzelle grenzende Zelle eine echte, durch Hautgelenke ausgezeichnete Nebenzelle ist.

An den Kutikula-Querschnitten (Abb. 21 C) sind keine Keile als Zellgrenzen zu finden. Die Bucht B liegt bei *Dioon* anstelle der Keilspitze B bei den anderen vier Typen (vgl. Abb. 18 D, E; 19 C; 20 C; 22 C; 23 B). Bei A liegt in Abb. 21 C die proximale Wand von lateraler Neben- und lateraler Kranzzelle. Dem Schnitt durch die Kutikula ist also nicht zu entnehmen, daß bei A zwei Zellen vorhanden sind (vgl. Abb. 21 B mit 21 C).

Die Spaltöffnungsapparate von *Cycas revoluta* und von *Dioon* besitzen in Aufsicht gewisse Ähnlichkeiten, bei denen man leicht geneigt ist, sie für Homologien zu halten: Bei *Cycas revoluta* (Abb. 22 A) liegen die Keilspitzen W des polaren und C des lateralen Bereichs auf einem Kreis. Alle Abschnitte dieser Kreislinie sind morphologisch gleichwertig, denn sie kennzeichnen die Trennungsstellen der Neben-

von den Kranzzellen (vgl. Abb. 21 D, E und 22 C, D). Bei *Dioon* (Abb. 20 E, F) haben wir anstelle des Kreises einen elliptischen Ring C' - W', der aber weder Zellgrenzen, geschweige denn Keile markiert: Im lateralen Bereich ist es die Senkrechte C' als proximale Wand der äußeren lateralen Kranzzelle (Abb. 21 B, C). An den Polen entsteht die Kante W' des Flächenbildes (Abb. 20 E) durch die Knickstelle (oder Ausbuchtung) innerhalb der großen polaren Kranzzelle (vgl. Abb. 20 D; 21 A).

Das Flächenbild Abb. 20 E ist der Normalfall eines *Dioon*-Spaltöffnungsapparates. Aber nicht immer sind die einzelnen Linien und Kanten an einem ganzen Apparat so gut voneinander zu unterscheiden: Wenn die Nachbarzellen z.B. so übereinanderliegen wie auf dem Querschnitt Abb. 21 B links, dann fallen auch die Kanten C' und E in Aufsicht fast auf einer Linie zusammen. Solche Ausnahmen beschränken sich aber immer nur auf einen Teil eines Apparates.

Die Pole der Schließzellen werden von einem kleinen Keil G gekennzeichnet (Abb. 20 D), der auch in Aufsicht (Abb. 20 E, F) zu sehen ist. Die Öffnung der äußeren Atemhöhle H liegt mit E in einer Ebene (Abb. 20 E, F).

Bei *Ceratozamia mexicana* (Abb. 18 F; 23 J) und *Encephalartos altensteinii* (Abb. 20 A, B) sind die Schließzell-Pole ziemlich stark hochgezogen, entsprechend ist auch die Kante I in den Aufsichtsbildern kräftig markiert (vgl. Abb. 18 A, B und Abb. 19 A, B). An den Längsschnitten von *Dioon edule* (Abb. 20 D, 21 A) und *Cycas circinalis* (Abb. 23 F, G) ist festzustellen, daß die Schließzell-Pole viel flacher liegen. Demgemäß ist auch I in Aufsicht (vgl. Abb. 20 E, F mit 23 A) viel schwächer ausgebildet. Und bei *Cycas revoluta* liegt schließlich die ganze Schließzelle so flach (Abb. 21 D, E), daß I im Flächenbild überhaupt nicht mehr erscheint (Abb. 22 A, B).

Cycas revoluta Thunberg

=====

Abb. 21 D, E; 22 A - D; Taf. V, Fig. 3.

Die Spaltöffnungsapparate sind tief unter das Niveau der Epidermis eingesenkt. Von allen hier untersuchten Typen bietet dieser die wenigsten Schwierigkeiten: Der Bauplan ist - in bezug auf Neben- und Kranzzellen - radial-symmetrisch. Im wesentlichen kann ich die Untersuchungen von Greguss (1957) und Pant & Nautiyal (1963) bestätigen.

Das Flächenbild zeigt - von der Aussenseite der Kutikula her betrachtet - 12 - 15 Kranzzellen, die in der Mitte eine runde bis elliptische Öffnung freilassen. Sie sind als Wallzellen ausgebildet: Auf Taf. 3, Fig. 4 von Bobrov (1962) kann man direkt plastisch erkennen, daß die Spitzen dieser Zellen über die Epidermisoberfläche hinausragen. Auf Abb. 22 A konnte das nur angedeutet werden: Soweit die Zellen schornsteinartig aufragen, sind ihre Antiklinalwände nicht mit festen Strichen umrissen. Die kutinisierten Außenwände der Nebenzellen liegen parallel zur Epidermisoberfläche oder ein wenig schräg (Abb. 21 D, E; 22 C, D). Die Spalte erscheint in Aufsicht dunkel umsäumt, (Abb. 22 A, B) weil die Kutikula noch ein kurzes Stück der Bauchwand umkleidet (Abb. 22 C, D).

Infolge der Radialsymmetrie sind einige Teile auf Quer- und Längsschnitten als morphologisch gleichwertig zu betrachten: Die Keilspitze W (Abb. 21 D) entspricht der Keilspitze C (Abb. 22 C), die Keilspitze G (Abb. 21 D) der Keilspitze B (Abb. 22 C). Auf das Flächenbild übersetzt sieht das folgendermaßen aus: G und B liegen auf einer Kreislinie um die Schließzellen, C und W auf einem äußeren Kreis (Abb. 22 A, B) (vgl. auch S.59 f).

Bei *Cycas revoluta* fehlt die Kante I im polaren Bereich der Schließzelle (vgl. S.60).

Cycas circinalis Linnaeus

=====

Abb. 23 A - H; Taf. V, Fig. 4 - 6; Taf. VI, Fig. 1 - 4.

In Aufsicht sind 9 - 11 Nachbarzellen um die Schließzellen herum geordnet (Abb. 23 A). Längsschnitt (Abb. 23 F) und Querschnitt (Abb. 23 H) zeigen, daß laterale und polare Nebenzellen kaum unter das Niveau der Epidermis eingesenkt sind.

Beginnen wir mit der Kennzeichnung der Kanten wieder an der Spalte S (Abb. 23 A): Der dunkle Saum längs des Porus wird dadurch hervorgehoben, daß auch ein Stück der Ventralwand kutinisiert ist (Abb. 23 B, C, H). Als nächstes folgt in seitlicher Richtung die Kante D: Bei D liegt der Übergang von der dünnwandigen proximalen Partie der Schließzellen-Dorsalwand zu dem stark verdickten distalen Teil (vgl. Abb. 23 B, C mit 23 A). Bei A ist die Kutikula in Aufsicht ganz besonders dunkel (Abb. 23 A): Das entspricht der Massendicke des Kutins in diesem Bereich (vgl. Abb. 23 B, C). In Richtung zur Keilspitze B wird die Kutikula (in Aufsicht) wieder dünner.

Die im Querschnitt keilförmige Nahtzone zwischen zwei gewöhnlichen Epidermiszellen ist bei *Cycas circinalis* nur schwach zu erkennen. Schon die Naht zwischen lateraler Kranzzelle und der anstoßenden gewöhnlichen Epidermiszelle ist kaum in der Kutikula markiert (Abb. 23 H). Im polaren Bereich sind die Verhältnisse entsprechend. Dafür wird im lateralen Bereich zwischen Neben- und Kranzzelle ein ansehnlicher Keil ausgebildet. Der Keil zwischen lateraler Neben- und Kranzzelle beginnt bei E und endet bei C (Abb. 23 B, C). Der Keil zwischen polarer Nebenzelle und Schließzelle beginnt bei H und endet bei G (Abb. 23 G), vgl. dazu die Aufsicht (Abb. 23 A).

Kurz noch etwas zu den bei *Cycas circinalis* sehr interessanten polaren Querschnitten: Würde man den Spaltöffnungsapparat (Abb. 23 A) etwa auf der Linie y - y treffen, erhielte man Abb. 23 D. Bei S liegt jetzt nicht mehr der Porus sondern die Scheidewand zwischen den beiden Schließzellen. Die Strecke zwischen B und D (vgl. Abb. 23 A mit C und D) ist zu einem schmalen "Ausläufer" zusammengeschnitten. Schneidet man noch weiter polar - etwa bei x - x (Abb. 23 A), - kommt man schon in die Gefilde der polaren Nebenzel-

len (vgl. Abb. 23 E). Die Scheidewand zwischen den beiden Schließzellen S ist hier durch einen Keil markiert. Die polaren Querschnitte (Abb. 23 D, E) sind nicht hypothetisch. Ich habe nur versucht, sie auf das Aufsichtsbild (Abb. 23 A) zu beziehen.

Feinbau der Kutikula

Schon bei 600-facher Vergrößerung kann man feststellen, daß die Kutikula des Keils zwischen Schließzelle und lateraler Nebenzelle nicht massiv ist. Es finden sich ein bis mehrere $\pm$ große Löcher darin (Abb. 23 C). Bei dem nur 4μ dicken Schnitt auf Abb. 23 C ist außerdem zu erkennen, daß die Kutikula geschichtet ist: Der obere (äußere) Teil erscheint hell-homogen, der untere (innere) dunkler und porös.

Auch bei *Ceratozamia mexicana* (Abb. 18 D, E) und *Encephalartos altensteinii* (Abb. 19 C; 20 C rechts) sind Aussparungen in besagtem Keil zu beobachten. Bei diesen beiden Cycadeen ist aber das Phänomen nicht weiter verfolgt worden.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen bestätigen das bei *Cycas circinalis* Gesehene: In Richtung Zellwand ist die Kutikula schaumig aufgelockert (Taf. V, Fig. 6; Taf. VI, Fig. 4). Daneben findet sich noch eine andere Strukturierung (oft am gleichen Stück): Man erkennt auf Taf. V, Fig. 5 eine durchgehend streifige, aus dichteren und dünneren Partien zusammengesetzte Kutinmasse.

Auch die Lochbildung im Keil zwischen Schließzelle und lateraler Nebenzelle läßt sich elektronenmikroskopisch beweisen: In Fig. 2, Taf. VI ist der Keil von einem großen Hohlraum durchbrochen. Fig. 3 zeigt den vergrößerten Keil mit poröser Kutinmasse um den Hohlraum. Ein einzelnes Loch ist auch im rechten Kutinkeil (Taf. V, Fig. 4) zu beobachten. Zwei Hohlräume finden wir im linken Keil von Fig. 1, Taf. VI. Es ist klar, daß die Hohlräume in einem $900 \text{ \AA}$ dicken Ultramikrotomschnitt nicht so scharf begrenzt sein können wie in einem 4μ dicken, für lichtoptische Untersuchungen hergestellten Schnitt.

CZEKANOWSKIALES

=====

Czekanowskia spec.

=====

Abb. 24 A - D; Taf. III, Fig. 2.

Makroskopische Merkmale :

Das Laubblattfragment (Taf. III, Fig. 2) hat eine Gesamtlänge von 9,5 cm. Die sichelförmig gekrümmte Spreite ist sehr tief und gabelig in zwei Primärlappen geteilt, die sich jeweils in gleicher Höhe noch einmal in je zwei Sekundärlappen gabeln. Die Sekundärlappen teilen sich wiederum in je zwei ca. 1 mm breite Tertiärlappen, welche in einer stumpfen Spitze auslaufen. Nerven sind nicht mehr erkennbar.

Mikroskopische Merkmale :

Da eine Trennung in Achsen und Fiedern fehlt, finden wir in allen Bereichen des Blattes gleich ausgebildete gewöhnliche Epidermiszellen. Nicht einmal die Zonen, in denen man Nerven vermuten könnte, sind durch besonders charakteristische Zellen ausgezeichnet. Die Kutikula ist auf Ober- und Unterseite gleich dick.

Zellform: rechteckig. Zellen in Längsrichtung der Blattsegmente gestreckt und mit parallelen Längswänden versehen (Abb. 24 A). Sowohl an den Rändern der Segmente als auch in der Mitte finden sich ab und zu Zellen mit besonders verdickten Längswänden (Abb. 24 A). Derartige Zellen sind jedoch nicht für irgend einen Laubblattbereich spezifisch.

Zellanordnung: Zellen ungleich groß. Zellanordnung zumeist in Reihen.

Nahtzone: Naht in Aufsicht wallartig. Wall (bis auf die oben beschriebenen Ausnahmen) gleichmäßig breit. Kamm oder Kontaktlinie für gewöhnlich nicht erkennbar. Nur bei den Zellen mit verdickten Längswänden (Abb. 24 A) ist eine Mittellinie zu sehen, von der feine Streifen (oder Risse ?) nach den Seiten streichen.

Anhangsgebilde der Epidermis:

Spaltöffnungsapparate: Die Spalte steht immer in Längsrichtung des Blattsegmentes. Die Apparate liegen in unregelmäßigen, nicht immer deutlich entwickelten Längsreihen (Abb. 24 B), die mit spaltöffnungs-freien Zonen abwechseln. Zahl der Stomata auf Ober- und Unterseite gleich. Der Abstand zwischen zwei Apparaten schwankt erheblich, es finden sich jedoch nie gemeinsame Nachbarzellen. Die schwach kutinisierten Schließzellen sind unter die Oberfläche der Epidermis eingesenkt. Der Porus ist von einem schmalen dunklen Saum eingefasst. Zumeist kann man vom proximalen Teil der Schließzelle überhaupt nichts mehr sehen, weil die Nachbarzellen papillös verdickte Innenwände besitzen, die die äußere Atemhöhle fast völlig verschließen. (Abb. 24 D). Anzahl der Nachbarzellen 4 - 7, zwei sind polar gestellt, die übrigen lateral. Weitere Anhangsgebilde (wie z.B. Papillen in gewöhnlichen Epidermiszellen, Haarbasen und Kutikularstreifen) fehlen.

Vergleiche:

Die Entscheidung, ob es sich bei dem Pflanzenfragment um einen Vertreter von *Sphenobaiera* Florin oder von *Czekanowskia* Heer handelt, ist nicht leicht zu treffen. In bezug auf makroskopische Merkmale und Epidermisstruktur haben beide Gattungen sehr viele Gemeinsamkeiten (vgl. Florin 1936 a und b). Auf Grund der sehr langen, schmalen Segmente ist das Blatt vorerst einmal zu *Czekanowskia* gerechnet worden.

Möglicherweise ist das Fragment identisch mit *Baiera tenuifolia* Johnston, siehe Du Toit (1932, Abb. 1 E, F). Leider ist die Epidermisstruktur der letztgenannten Art unbekannt, sonst könnte man leicht Gewissheit erhalten. Ausserdem zeigt Abb. 1 F von Du Toit im Basalteil des Laubblattes ein stielähnliches Gebilde. Ein von der Spreite deutlich differenzierter Stiel ist nach Florin (1936 a) ein Charakteristikum der Gattung *Baiera* Braun. Der vermeintliche Stiel auf Abb. 1 F von Du Toit (1932) könnte aber auch ein Teil eines der schmal-linearen Gabeläste aus der Spreite sein. Das Bruchstück kann darüber keine Auskunft mehr geben. Bei so vielen Unsicherheiten er-

scheint es mir nicht ratsam, die hier beschriebene Pflanze zu *Baiera tenuifolia* zu rechnen.

Weiterhin hat das Fragment Ähnlichkeit mit *Sphenobaiera furcata* (Heer) Florin, siehe Leuthardt (1903, Taf. 2, Fig. 1 - 4). Außerdem zeigt es viele makroskopische Merkmale von *Czekanowskia rigida* Heer, siehe Nathorst (1906, Taf. 1, Fig. 9; Taf. 2, Fig. 2 - 15; Abb. 10, 11), Florin (1936 a, Taf. 32, Fig. 9) und Antevs (1919, Taf. 5, Fig. 28, 29). *Czekanowskia rigida* hat jedoch zwischen den einzelnen Stomata der Spaltöffnungsreihen gewöhnliche Epidermiszellen von anderer Form und Größe als in den spaltöffnungsfreien Zonen.

Da Ober- und Unterseite der Kutikula völlig gleich sind, kann das Fragment auch mit *Czekanowskia nathorsti* Harris, siehe Harris (1935, Taf. 4, Fig. 3; Taf. 5, Fig. 1 - 5; Taf. 6, Fig. 4) nicht identisch sein. Außerdem fehlen auf den gewöhnlichen Epidermiszellen die für *Czekanowskia nathorsti* typischen Kutikularstreifen.

Harris (1951) betont die Ähnlichkeit von *Czekanowskia* und *Solenites* Lindley & Hutton in bezug auf die Epidermisstruktur. Da das Fragment eine vielfach gegabelte Spreite aufweist, kann es aber auf keinen Fall zu *Solenites* gehören.

Zusammenfassung

=====

1. Mit Hilfe von Tesafilm und Zaponlack wird eine neue Methode entwickelt, mit der es gelingt, äußerst brüchige inkohlte Blattreste zu mikrotomieren.
2. Von *Lepidopteris stormbergensis* wird die Kutikula eingehend beschrieben, insbesondere die neu entdeckten Elemente wie Kutikularschichten, Drüsenköpfchen und Kristallabscheidungen. Außerdem ist es gelungen, den Feinbau der Spaltöffnungsapparate aufzuklären. Die bisher üblichen Deutungen der Strukturen im Bereich der Schließzellen werden widerlegt. Ferner kann man auf der Kutikula Einzelheiten beobachten, die vermutlich als Reste eines Pilzes anzusprechen sind.
3. Die Pteridophylle einiger *Corystospermaceen* werden vergleichend morphologisch und histologisch untersucht. Dabei ergibt sich, daß die Gattungen *Xylopteris*, *Dicroidiopsis*, *Dicroidium* und *Zuberia* neu abgegrenzt werden müssen. Ferner ist es gelungen, die Morphogenese der Mittelrippe bei *Dicroidium odontopteroides* und Nebenaderbildungen bei verschiedenen *Corystospermaceen* zu erforschen.

Den *Corystospermaceen*-Spaltöffnungsapparaten liegt ein einheitlicher und typischer Bauplan zugrunde. Die bisherigen hypothetischen Erklärungen von Strukturen sowohl im Bereich der Schließzellen als auch an Neben- und Kranzzellen haben sich als falsch erwiesen.

4. Von fünf rezenten *Cycadeen* wird der Feinbau der Spaltöffnungsapparate beschrieben. Vergleiche von Schnitten durch die isolierte Kutikula mit Schnitten durch den ganzen Spaltöffnungsapparat zeigen, wie weit man den Bauplan eines *Gymnospermen*-Spaltöffnungsapparates rekonstruieren kann, wenn nur die kutinisierten Außenschichten der Epidermis zur Verfügung stehen.

Bei *Ceratozamia mexicana*, *Encephalartos altensteinii* und *Cycas circinalis* sind in dem Kutinkeil, der Schließzelle und laterale Nebenzelle trennt, Hohlräume zu beobachten. Daß es sich bei *Cycas circinalis* wirklich um Lochbildungen handelt, wird an Hand von elektronenmikroskopischen Aufnahmen bewiesen.

5. Die Kutikula eines vermutlich zu den *Czekanowskiales* gehörenden Laubblatt-Fragmentes wird histologisch untersucht.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. THEO ECKARDT, der dieses Forschungsvorhaben in jeder Weise gefördert hat. Er stellte mir einen Arbeitsplatz im Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin zur Verfügung und gab mir Ratschläge und Literaturhinweise. Darüber hinaus überließ er mir dankenswerterweise das rezenteste Vergleichsmaterial aus dem Botanischen Garten Berlin.

Frau Prof. Dr. RUTH EICKE bin ich für ihre Hilfe bei dem elektronenmikroskopischen Teil meiner Dissertation zu großem Dank verpflichtet. Herrn Dr. FRIEDRICH THIERGART danke ich für das fossile Material und für sein stetes Entgegenkommen. Nicht zuletzt möchte ich der Deutschen Forschungs-Gemeinschaft insbesondere für die finanzielle Unterstützung der Arbeit meinen Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis

- Adam, H. & Czihak, G. 1964: Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. - Stuttgart.
- Albert, D.L. & Linder, J.E. 1960: The preparation of sections of mineralized tissue suitable for the demonstration of alkaline phosphatase. - Stain Technology 35 (5): 277 - 281.
- Andrews, H.N. 1961: Studies in Paleobotany. - New York und London.
- Antevs, E. 1914 a: *Lepidopteris ottonis* (Goepp.) Schimper and *Antholithus Zeillerei* Nath. - K. Svenska Vet. Akad. Handl. 51 (7): 1 - 18.
- 1914 b: The Swedish species of *Ptilozamites* Nath. - K. Svenska Vet. Akad. Handl. 51 (10): 1 - 9.
- 1914 c: Die Gattungen *Thinnfeldia* Ett. und *Dicroidium* Gothan. - K. Svenska Vet. Akad. Handl. 51 (6): 1 - 71.
- 1919: Die liassische Flora des Hörsandsteins. - K. Svenska Vet. Akad. Handl. 59 (8): 1 - 71.
- Arbeitsgruppe "Cuticulae" der C.I.M.P. 1964: Entwurf für eine einheitliche diagnostische Beschreibung von Kutikulen. - Fortschr. Geol. Rheinland u. Westfalen 12: 11 - 24.
- Arnold, C.A. 1953: Origin and relationships of the Cycads. - Phytomorphology 3: 51 - 65.
- Barthel, M. 1962: Epidermisuntersuchungen an einigen inkohlten Pteridospermenblättern des Oberkarbons und Perms. - Geologie Beiheft 33: 1 - 140.
- Berendt, W. 1964: Die Verwendung der Phasenkontrast- und "Phasenmischlicht"-Mikroskopie bei der Kutikulardiagnose. - Palaeontographica B 115: 59 - 73.
- Bobrov, A.E. 1962: Comparative investigation of the epidermis and the stomata of the leaves of Cycadaceae. - Botanicalscheski Journal 6: 802 - 820.
- Bower, F.O. 1922: The Ferns. - New Delhi.
- Bringmann, G. und Kühn, R. 1955: Elektronenmikroskopische Befunde zur Morphologie der Cuticulae von Blüten gärtnerischer und landwirtschaftlicher Nutzpflanzen. - Z. Naturforsch. 10 b: 47 - 58 und 317 - 319.

- Carruthers, W. 1872: Notes on fossil plants from Queensland. -
Quart. J. geol. Soc. Lond. 28: 350 - 356.
- Dun, W.S. 1909: Notes on fossil plants from Lower Mesozoic Strata,
Benelong, Dubbo District. - Rec. geol. Surv. N.S.W.
7: 311 - 317.
- Du Toit, A.L. 1927: The fossil flora of the upper Karroo beds.
Ann. S. Afr. Mus. 22: 19 - 420.
- _____ 1932: Some fossil plants from the Karroo system of
South Africa. - Ann. S. African Mus. 28: 370 - 393.
- _____ 1956: Geology of South Africa. vol. 3, Edinburgh.
- Eckardt, Th. 1964: Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homo-
logien. - Phytomorph. 14: 79 - 92.
- Feistmantel, O. 1878: Palaeontologische Beiträge. 3. Palaeozoische
und mesozoische Flora des östlichen Australiens. -
Palaeontographica, Suppl. 3, Lief. 3: 53 - 130.
- _____ 1879: Palaeozoische und mesozoische Flora des öst-
lichen Australiens, Nachtrag. - Palaeontographica,
Suppl. 3, Lief. 3: 131 - 195.
- _____ 1890: Geological and palaeontological relations of
the coal and plant-bearing beds of Palaeozoic and
Mesozoic age in Eastern Australia and Tasmania. -
Geol. Surv. N.S. Wales, Palaeontology Mem. 3:
1 - 185.
- Florin, R. 1921: Über Kutikularstrukturen der Blätter bei einigen
rezenten und fossilen Koniferen. - Ark. f. Bot. 16 (7):
1 - 32.
- _____ 1931: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Conife-
rales und Cordaitales, I. Teil. - K. Svenska Vet.
Akad. Handl. Ser. 3, 10 (1): 1 - 588.
- _____ 1933: Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst
Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der
Bennettitales. - K. Svenska Vet. Akad. Handl. 3
12 (5): 1 - 134.
- _____ 1936 a: Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-
Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaita-
les mesozoischen Alters. I. Spezieller Teil. -
Palaeontographica 81 B: 71 - 173.
- _____ 1936 b: Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-
Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordai-
tales mesozoischen Alters. II. Allgemeiner Teil. -
Palaeontographica 82 B: 1 - 71.

- Frenguelli, J. 1938: La Flórmula Jurásica de Paso Flores en el Neuquén. - Rev. Mus. La Plata, n.s. 1, Pal. 3: 67 - 108.
- 1941: *Dicroidium Stelznerianum* (Gein.) n. comb. - Not. Mus. La Plata 6: 393 - 403.
- 1943: *Reseña crítica de los géneros atribuidos a la "Serie de Thinnfeldia"*. - Rev. Mus. La Plata, n.s. 2, pal. 12: 225 - 342.
- 1944: Contribuciones al conocimiento de la flora del Gondwana Superior en la Argentina. - Not. Mus. La Plata 9: 377 - 420.
- Gäumann, E. 1964: *Die Pilze*. 2. Aufl., Basel und Stuttgart.
- Geinitz, H.B., 1876: Über rhaetische Pflanzen- und Thierreste in den argentinischen Provinzen La Rioja, San Juan und Mendoza. - *Palaeontographica*, Suppl. 3, Abth. 2: 1 - 14.
- Gothan, W. 1912: Über die Gattung *Thinnfeldia* Ettingshausen. - *Abh. Naturh. Ges. Nürnberg* 19 (3): 67 - 80.
- Gothan, W. & Weyland, H. 1964: *Lehrbuch der Paläobotanik*. 2. Aufl. - Berlin.
- Greguss, P. 1957: The leaf-epidermis of the Cycadales. - *Acta Biologica*, N.S., Fasc. 3 - 4, Szeged, Tom. 3: 151 - 164.
- 1962: Determination of *Cycas* genera as suggested by leaf epidermis structure. - *Acta Biol.*, N.S., Szeged 8 (1 - 14): 59 - 61.
- Guttenberg, H. 1956: *Lehrbuch der allgemeinen Botanik*, 2. Aufl. - Berlin.
- Harris, T.M. 1932: The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 2. - *Meddelelser om Grønland* 85 (3): 1 - 112.
- 1935: The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 4. - *Meddelelser om Grønland* 112 (1): 1 - 176.
- 1951: The fructification of *Czekanowskia* and its allies. - *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 235: 483-508.
- Härtel, O. 1952: Färbungsstudien an der pflanzlichen Kutikula. - *Protoplasma* 41: 1 - 14.

- Hilkenbäumer, F. 1958: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Aufbau kräftig entwickelter Cuticulae von Apfelfrüchten. - Z. Naturforsch. 13 b: 666 - 668.
- Hofmann, E. 1934: Paläohistologie der Pflanze. - Wien.
- Huber, B. 1961: Grundzüge der Pflanzenanatomie. - Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- Huber, B., Kinder, E., Obermüller, E., Ziegenspeck, H. 1956: Spaltöffnungsdünnstsnitte im Elektronenmikroskop. - Protoplasma 46 (1 - 4): 380 - 393.
- Jacob, K. & Jacob, C. 1950: A preliminary account of the structure of the cuticles of *Dicroidium* (*Thinnfeldia*) fronds from the Mesozoic of Australia. - Proc. nat. Inst. Sci. India 16: 101 - 126.
- Johansen, D.A. 1940: Plant Microtechnique. - New York a. London.
- Jones, O.A. & Jersey, N.J. 1947: The flora of the Ipswich Coal Measures - morphology and floral succession. - Pap. Dep. Geol. Univ. Queensland, n.s. 3: 1 - 88.
- Jongmans, W. & Dijkstra, S.J. 1959: Fossilium Catalogus. II Plantae. Pars 39: Filicales, Pteridospermae, Cycadales, 12: 941 - 1038.
- Jurasky, K.A. 1931: Die Mazerationsmethoden in der Paläobotanik. - Handb. der biol. Arbeitsmethoden, Abt. 11, Teil 4, Berlin und Wien.
- Kausmann, B. 1963: Pflanzenanatomie. - Jena.
- Kisser, J. 1928: Zur Färbung kutinisierte Zellulose-Membranen. - Ztschr. wiss. Mikr. 45: 163 - 171.
- 1931: Die Mazerationsmethoden für rezente Pflanzengewebe. - Abderhalden, E., Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. 11, Teil 4, Berlin und Wien.
- Kräusel, R. 1950: Die paläobotanischen Untersuchungsmethoden. - Jena.
- Küster, E. 1956: Die Pflanzenzelle. 3. Aufl. - Jena.
- Lee, S. & Mayer, A. 1901: Grundzüge der mikroskopischen Technik. - Berlin.
- Lee, B. & Priestly, J.H. 1924: The plant cuticle. - Ann. Bot. 38: 525 - 545.
- Leuthardt, F. 1903: Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel. I. Teil. - Abh. Schweiz. palaeont. Ges. 30.

- Linsbauer, K. 1930: Die Epidermis. - Handb. der Pflanzenanatomie. Bd. IV, Abt. 1, Teil 2. Berlin.
- Lundblad, A.B. 1950: Studies in the Rhaeto-Liassic Floras of Sweden. I. Pteridophyta, Pteridospermae, and Cycadophyta from the Mining District of NW Scania. - K. Svenska Vet. Akad. Handl., 4. Ser. 1 (8): 1 - 82.
- * Morris, J. 1845: Fossil floras in Strzelecki's Physical Description of New South Wales and van Diemens Land. - London.
- Nathorst, A.G. 1906: Om några Ginkgoväxter från kolgrufvorna vid Stabbarp i. Skåne. - Lunds Univ. Arsskr. N.F. Afd. 2, 2 (8): 1 - 16.
- Orth, R. 1938: Zur Morphologie der Primärblätter einheimischer Farne. - Flora, N.F. 33: 1 - 55.
- Palmgren, A. 1954: Tape for microsectioning of very large, hard or brittle specimens. - Nature 174: 46.
- Pant, D.D. & Nautiyal, D.D. 1963: Cuticle and epidermis of recent Cycadales. Leaves, sporangia and seeds. - Senckenbergiana Biologica 44 (4): 257 - 348.
- Porsch, O. 1904: Der Spaltöffnungsapparat von Casuarina und seine phyletische Bedeutung. - Oesterreich. bot. Ztschr. 1: 4-21.
- 1905: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. - Jena.
- Potonié, H. 1912: Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Paläontologie. - Jena.
- Potonié, R. 1921: Mitteilungen über mazerierte kohlige Pflanzenfossilien. - Ztschr. Bot. 13: 79 - 89.
- Remane, A. 1956: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. 2. Aufl., Leipzig.
- Richter, O. 1905: Die Fortschritte der botanischen Mikroskopie. - Ztschr. wiss. Mikr. 22: 369 - 411.
- Rydberg, H. 1955: A method for mikrotomy difficult materials. - Ztschr. wiss. Mikr. 62: 341.
- Sass, J.E. 1951: Botanical Microtechnique. 2. Ed., Jowa.
- Schenk, A. 1867: Die fossile Flora der Grenzsichten des Keupers und Lias Frankens. - Wiesbaden.

- Schimper, W.Ph. 1869: *Traité de Paléontologie végétale*, vol. 1, Paris.
- Schnepf, E. 1959: Untersuchungen über Darstellung und Bau der Ektodesmen und ihre Beeinflussbarkeit durch stoffliche Faktoren. - *Planta* 52: 644 - 708.
- Seward, A.C. 1903: Fossil Floras of Cape Colony. - *Ann. South Afr. Mus.* 4: 1 - 122.
- 1908: Fossil Plants from South Africa. - *Quart. J. geol. Soc. Lond.* 64: 83 - 108.
- Tenison-Woods, J.E. 1883: On the fossil flora of the coal deposits of Australia. - *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 8: 37 - 167.
- Thomas, H.H. 1933: On some Pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa. - *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* B 222: 193 - 254.
- 1954: The plant on which the genus *Pachypteris* was founded. - *Svensk Botanisk Tidskrift* 48: 316 - 324.
- Thomas, H.H. & Bancroft, N. 1913: On the cuticles of some recent and fossil Cycadean fronds. - *Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2, Bot.* 48: 155 - 204.
- Townrow, J.A. 1956: The genus *Lepidopteris* and its Southern hemisphere species. - *Avh. Norske vidensk. - Akad. Oslo, I, Math.-nat. Kl. Nr. 2*: 1 - 28.
- 1957: On *Dicroidium*, probably a Pteridospermous leaf, and other leaves now removed from this genus. - *Trans. Geol. Soc. South Africa* 60: 21 - 56.
- 1960: The *Peltaspermaceae*, a Pteridosperm family of Permian and Triassic age. - *Palaeontologie* 3 (3): 333 - 361.
- 1962: On *Pteruchus*, a microsporophyll of the *Corytospermaceae*. - *Bull. British Mus. (Nat.Hist.), Geol.* 6 (2): 289 - 320.
- Troll, W. 1939: *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Bd. 1: *Vegetationsorgane, Teil II.* - Berlin.

- * Vöchting, H. 1873: Zur Histologie und Entwicklungsgeschichte
von Myriophyllum. - Nova Acad. Leop. Carol 36.
- Ziesmer, Ch. 1957: Das Schneiden großer Paraffinblöcke mit Hilfe
von Tesafilm. - Ztschr. wiss. Mikroskopie u.
mikrosk. Technik 63: 236 - 237.
- Zimmermann, W. 1959: Die Phylogenie der Pflanzen. - Stuttgart.
- 1965: Die Telomtheorie. - Stuttgart.

(Anmerkung: Arbeiten, die ich nicht selbst gelesen habe, sind
mit * gekennzeichnet.)

Erklärungen zu den Abbildungen und Tafeln

=====

Die folgenden Abkürzungen werden für alle Abbildungen und Figuren verwendet :

Au	papillöser Auswuchs
1. Kr.	laterale Kranzzelle
ä. 1. Kr.	äußere laterale Kranzzelle
2. ä. 1. Kr.	2. äußere laterale Kranzzelle
p. Kr.	polare Kranzzelle
1. N.	laterale Nebenzelle
p. N.	polare Nebenzelle
Pa	Papille
R	Rhachis
Ra	Rhachiola
S	Spalte
Schl	Schließzelle
Spa	Spaltöffnungsapparat
T	Drüsenschuppe
V	leistenartiger Vorsprung

(Weitere Abkürzungen sind im Text oder bei den entsprechenden Abbildungen und Figuren erläutert.)

Abb. 1: A Lepidopteris stormbergensis

Fragment aus dem Basalteil einer Primärfieder (Nr. xy 18).

B Teil einer Primärfieder (Nr. WR 5).

C Schematische Darstellung über Häufigkeit und Orientierung der Spaltöffnungsapparate auf den Fiedern. Die kleinen Striche geben die Lage der Spalten an.

D Entleerte, gestielte Hülle (g Hü), teilweise über einem Spaltöffnungsapparat liegend. Zwei Sporen (Spo) in einer Nachbarzelle.

E Beginnende Lückenbildung durch Dehnung der Nahtzone (Abschnitt I). Lücke mit regenerierten Kutikularschichten (Abschnitt II).

F Spaltöffnungsapparat mit 4 Nachbarzellen.

G Epidermiszellen, teilweise Netzsporangien (NS) mit Sporen enthaltend. Ha = Haarbasen. J = große Lücke in der Kutikula.

Abb. 2: A Lepidopteris stormbergensis

Kutikula der Epidermiszellen von innen gesehen mit Einstellung auf die Kutikularschichten. Die Papillen und Drüsenköpfchen (d) auf der Oberfläche der Kutikula sind entsprechend unscharf.

B Der gleiche Ausschnitt wie A, nur bei höherer Einstellung der Mikrometerschraube. (Näheres im Text).

Abb. 3: A - F Lepidopteris stormbergensis

Kristallablagerungen auf der Epidermisoberfläche. Alle drei Objekte jeweils in zwei optischen Ebenen: A, C: Lochstellen scharf. B, D: Kristalle deutlich. E: Durchtrittsstelle scharf. F: Kristall deutlich.

Abb. 4: A Lepidopteris stormbergensis

Ein in der Kutikula steckengebliebener Kristall.

B, C Das gleiche Phänomen bei einem einschichtigen (Abb. 4 B) und einem mehrschichtigen (Abb. 4 C) Kristallpaket.

D Große, dünnwandige Hülle mit einem sporentragenden Behälter (Spo = Spore).

E Eine ähnliche Bildung wie D, aber Sporen entleert.

F Eiförmiges, keimendes Gebilde.

G Beginnende Lückenbildung. (Näheres im Text).

- Abb. 5: A Lepidopteris stormbergensis
 Einzelne, mit derben Wänden versehene
 Sporen (Spo) verschiedenen Alters. Zwei
 Netzsporangien (NS) mit Inhalt.
 B Netzsporangien mit Inhalt.
 C,D Rekonstruktion zweier Querschnitte von je
 einem halben Spaltöffnungsapparat.
- Abb. 6: A,B Lepidopteris stormbergensis
 Spaltöffnungsapparat in zwei optischen Ebenen.
 Die Zeichnungen verhalten sich zueinander wie
 Bild und Spiegelbild. Abb. 6 A: Einstellung
 der Mikrometerschraube auf die Kutikular-
 schichten. Abb. 6 B: Kutikula des Spaltöff-
 nungsapparates scharf, von der Außenseite
 her betrachtet.
 C,D Querschnitt jeweils durch die rechte Hälfte
 eines Spaltöffnungsapparates.
 E,F Querschnitte zweier Spaltöffnungsapparate.
 G Längsschnitt eines Spaltöffnungsapparates.
- Abb. 7: A - C Xylopteris elongata
 (Inkohlte Reste schwarz).
 (A = Nr. xy 13 C; B = Nr. xy 13 C₂; C = Nr. xy 7).
- Abb. 8: A1 - A5 Xylopteris elongata
 (A1 = Nr. UK 16; A2 = Nr. xy 18 a;
 A3 = Nr. 304 A; A4 = Jones & Jersey 1947,
 Abb. 15 c; A5 = Nr. xy 7).
- B1 - B3 Dicroidiopsis spinifolia
 (B1 = Jones & Jersey 1947, Abb. 15 d;
 B2 = ibid. Abb. 15 e; B3 = Nr. xy 20 N).
- C1 - C4 Dicroidiopsis incisa
 (C1 = Nr. xy 20 S; C2 = Du Toit 1927,
 Ausschnitt von Abb. 8 C; C3 = ibid.,
 Ausschnitt von Abb. 8 A; C4 = Nr. xy UK 15).
- D1 - D3 Dicroidium odontopteroides
 (D1 = Nr. xy 83; D2 = Nr. xy 70; D3 = Nr. 201).
- E 1 - 4 Ausbildung der Mittelrippe bei Dicroidium odontop-
 teroides. Schematische Darstellung der Entwick-
 lungsstadien. (Blattparenchym weiß; alle relief-
 artig hervortretenden Strukturen schwarz).

- Abb. 9: A Xylopteris elongata. Oberseite einer Fieder.
(Nr. 304 A).
- B Oberseite der Rhachis, oberhalb der Gabel-
stelle des Wedels. (Nr. xy 13 C₂).
- C Oberseite der Rhachis, unterhalb der Gabel-
stelle des Wedels. (Nr. UK 20 A).
- D Spaltöffnungsapparat (von der Innenseite
der Kutikula aus). (Nr. xy 2).
- E Spaltöffnungsapparat (von der Außenseite
der Kutikula aus). (Nr. xy 13 C).
- F Nur Schließzellen und äußere Hautgelenke
des Spaltöffnungsapparates von D.

- Abb. 10: A Xylopteris elongata. Spaltöffnungsapparat.
Längsschnitt.
- B,C Spaltöffnungsapparate. Querschnitt jeweils
der rechten Hälfte.
- D Spaltöffnungsapparat. Querschnitt.
(A - D = Nr. UK 26 A).
- E Dicroidiopsis spinifolia. Fiederoberseite.
(Nr. xy 19 a).
- F Modell eines Corystospermaceen-Spaltöffnungs-
apparates, linke Hälfte. Entspricht einer
Schnittdicke von ca. 6 μ , Querschnitt.
- G Dicroidiopsis spinifolia. Fiederunterseite.
- H Rhachisoberseite. (G, H = Nr. xy 19 a).

- Abb. 11: A Dicroidiopsis spinifolia. Spaltöffnungsappa-
rat (von der Außenseite der Kutikula aus),
- B Spaltöffnungsapparat (von der Innenseite
der Kutikula aus).
- C Spaltöffnungsapparat. Querschnitt, linke
Hälfte.
- D Spaltöffnungsapparat. Längsschnitt.
- E Spaltöffnungsapparat. Querschnitt,
linke Hälfte.
- F Spaltöffnungsapparat. (A - F = Nr. xy 19 a).
- G Dicroidiopsis incisa. Fiederoberseite.
(Nr. UK 15).

- Abb. 12: A Dicroidiopsis incisa. Fiederunterseite.
- B Rhachisoberseite.
- C Spaltöffnungsapparat (von der Innenseite
der Fiederoberseite aus).
- D Nur Schließzellen und äußere Hautgelenke
des Spaltöffnungsapparates von C.

- E Spaltöffnungsapparat. Querschnitt.
(A - E = Nr. UK 15).
- Abb. 13: A Dicroidiopsis incisa. Spaltöffnungsapparat
(von der Außenseite der Fiederoberseite aus).
B Spaltöffnungsapparat. Querschnitt, rechte
Hälfte.
C - E Spaltöffnungsapparate. Querschnitt jeweils
durch die linke Hälfte.
(A - E = Nr. UK 15).
F Dicroidium odontopteroides. Fiederunterseite.
(Nr. xy 4 C).
G Fiederunterseite. (Nr. xy 21 FQ).
H Rhachisoberseite. (Nr. 21 FQ).
- Abb. 14: A Dicroidium odontopteroides. Rhachisoberseite.
(Nr. xy 4 C).
B Fiederoberseite. (Nr. xy 4 C).
C Fiederoberseite. (Nr. xy 21 FQ).
D Spaltöffnungsapparat (von der Innenseite der
Fiederoberseite aus). (Nr. xy 4 C).
E Spaltöffnungsapparat. Querschnitt. (Nr. xy 4 C).
- Abb. 15: A Dicroidium odontopteroides. Spaltöffnungs-
apparat (von der Außenseite der Fiederunter-
seite aus). (Nr. xy 4 C).
B Zuberia tripinnata. Fragmente zweier Fiedern.
(Nr. 1728 B).
C Spaltöffnungsapparat (von der Innenseite
der Kutikula aus).
D Nur Schließzellen und äußere Hautgelenke
des Spaltöffnungsapparates von C.
E Rhachiolaoberseite. (C - E = Nr. 1728 B).
F Zuberia superba. Spaltöffnungsapparat (von
der Innenseite der Kutikula aus). (Nr. xy 4 B).
G Fiederfragment. (Nr. xy 21 E).
- Abb. 16: A Zuberia superba. Spaltöffnungsapparat
(von der Außenseite der Kutikula aus).
B Rhachiolaoberseite.
C Sekundärfieder-Unterseite.
D Spaltöffnungsapparat. Querschnitt. (A-D = xy 4 B).
E Zuberia Feistmanteli. Spaltöffnungsapparat
(von der Innenseite der Kutikula aus).
(Nr. xy 15 A).

- Abb. 17:
- A Zuberia Feistmanteli. Fieder-Oberseite.
 - B Rhachis-Oberseite.
 - C Spaltöffnungsapparat (von der Innenseite der Kutikula aus).
 - D Spaltöffnungsapparat (von der Außenseite der Kutikula aus).
 - E Spaltöffnungsapparat. Querschnitt.
(A - E = xy 15 A).
 - F Zwei Sekundärfiedern.(Nr. xy 21 C).
 - G Zuberia superba. Spaltöffnungsapparat.
Querschnitt.(Nr. xy 4 B).
 - H Spaltöffnungsapparat. Querschnitt, linke Hälfte.(Nr. xy 4 B).

Zu den Abbildungen 18 - 23:

Alle verholzten Teile der Zellwände sind in den Schnitten vollständiger Spaltöffnungsapparate punktiert gezeichnet.

- Abb. 18:
- A Ceratozamia mexicana. Spaltöffnungsapparat in Aufsicht (von der Innenseite der Kutikula aus).
 - B Ausschnitt von Abb. 18 A.
 - C Vollständiger Spaltöffnungsapparat. Querschnitt.
 - D Kutikula eines Spaltöffnungsapparates. Querschnitt.
 - E Kutikula eines Spaltöffnungsapparates. Querschnitt.
 - F Vollständiger Spaltöffnungsapparat. Längsschnitt.

- Abb. 19:
- A Encephalartos altensteinii. Spaltöffnungsapparat in Aufsicht (von der Innenseite der Kutikula aus).
 - B Ausschnitt von Abb. 19 A.
 - C Kutikula eines Spaltöffnungsapparates. Querschnitt durch die rechte Hälfte.
 - D Vollständiger Spaltöffnungsapparat. Querschnitt.
 - E Ceratozamia mexicana. Rechte Hälfte eines vollständigen Spaltöffnungsapparates. Querschnitt.

- Abb. 20: A Encephalartos altensteinii. Vollständiger Spaltöffnungsapparat. Längsschnitt,
 B Kutikula eines Spaltöffnungsapparates. Längsschnitt.
 C Kutikula eines Spaltöffnungsapparates. Querschnitt.
 D Dioon edule. Kutikula eines Spaltöffnungsapparates. Längsschnitt.
 E Spaltöffnungsapparat in Aufsicht (von der Innenseite der Kutikula aus).
 F Ausschnitt von Abb. 20 E ,
- Abb. 21: A Dioon edule. Vollständiger Spaltöffnungsapparat. Längsschnitt.
 B Vollständiger Spaltöffnungsapparat. Querschnitt.
 C Kutikula eines Spaltöffnungsapparates. Querschnitt.
 D Cycas revoluta. Kutikula eines Spaltöffnungsapparates. Längsschnitt.
 E Vollständiger Spaltöffnungsapparat. Längsschnitt,
- Abb. 22: A Cycas revoluta. Spaltöffnungsapparat in Aufsicht (von der Innenseite der Kutikula aus).
 B Ausschnitt von Abb. 22 A .
 C Kutikula eines Spaltöffnungsapparates. Querschnitt ,
 D Vollständiger Spaltöffnungsapparat. Querschnitt,
- Abb. 23: A Cycas circinalis. Spaltöffnungsapparat in Aufsicht (von der Innenseite der Kutikula aus).
 B Kutikula eines Spaltöffnungsapparates. Querschnitt.
 C Kutikula eines Spaltöffnungsapparates. Querschnitt.
 D Kutikula eines Spaltöffnungsapparates, polarer Querschnitt.
 E Kutikula eines Spaltöffnungsapparates, polarer Querschnitt,
 F Vollständiger Spaltöffnungsapparat. Längsschnitt.

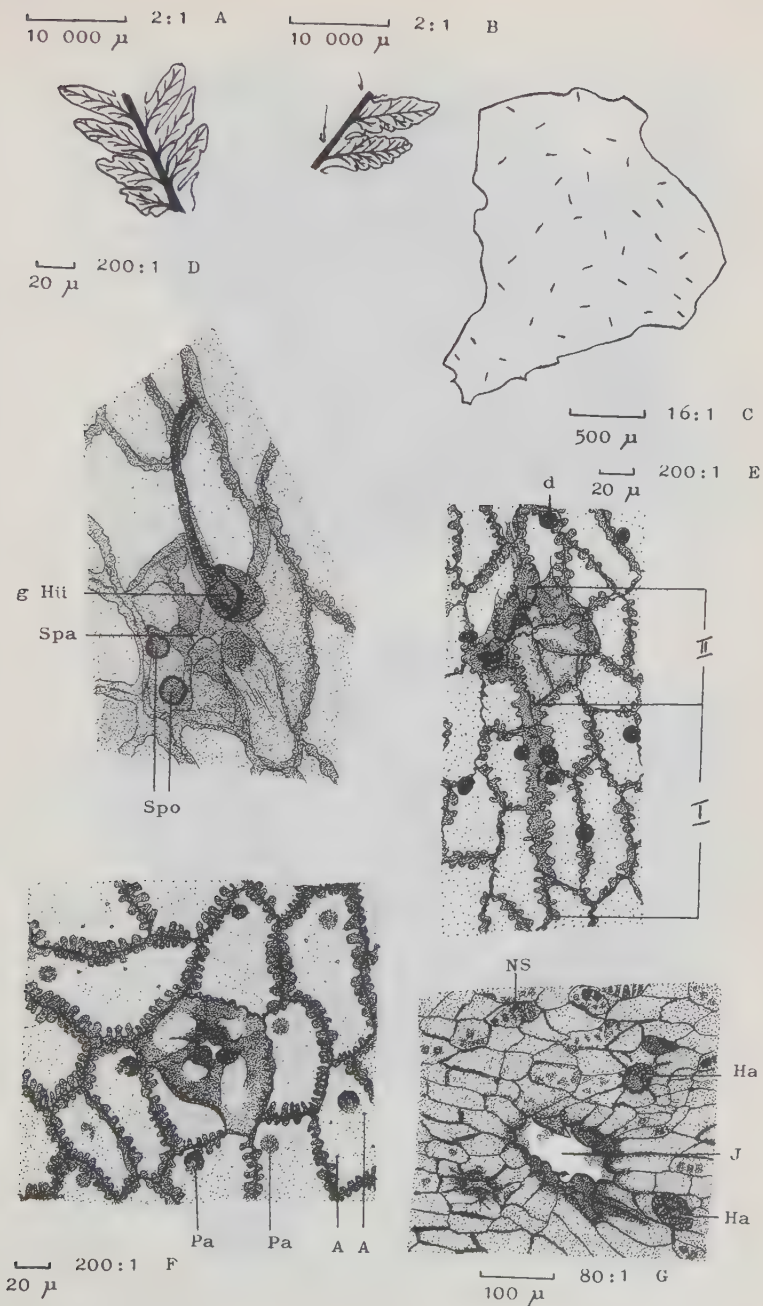
- G Kutikula eines Spaltöffnungsapparates.
Längsschnitt.
- H Vollständiger Spaltöffnungsapparat.
Querschnitt.
- J Ceratozamia mexicana. Kutikula eines
Spaltöffnungsapparates, Längsschnitt.

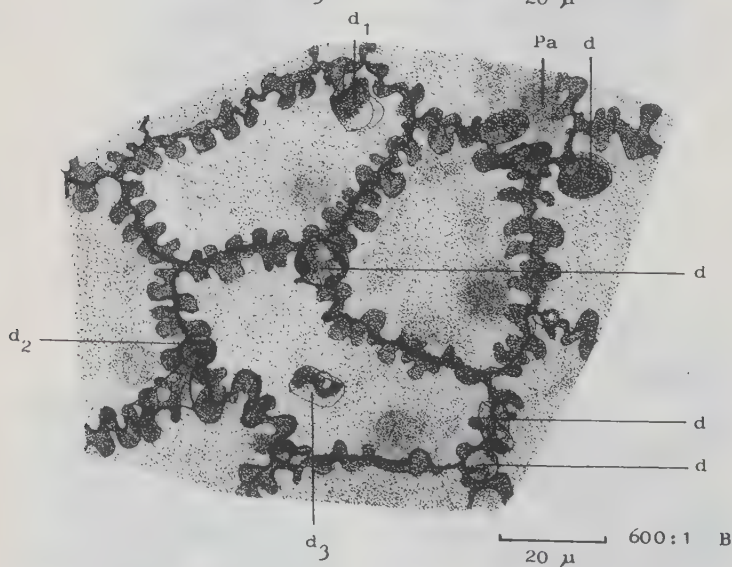
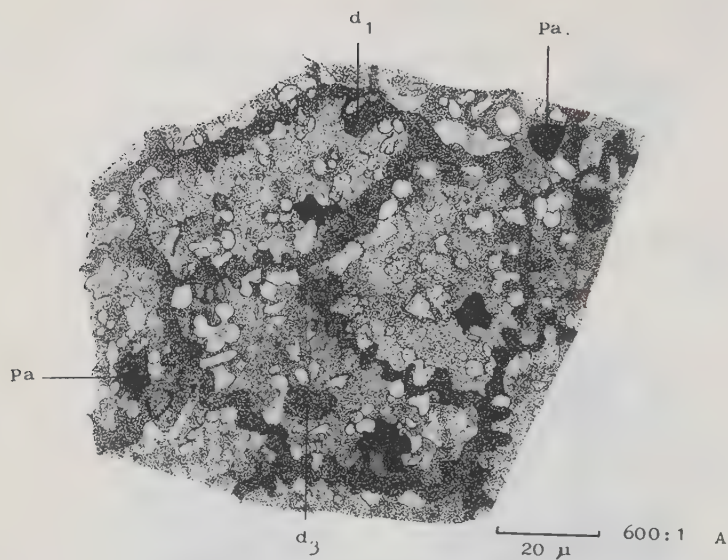
- Abb. 24:
- A Czekanowskia spec. Gewöhnliche Epidermis-
zellen, teilweise mit verdickten Längswänden.
 - B Übersicht über Lage und Verteilung der
Spaltöffnungsapparate.
 - C Spaltöffnungsapparat, geöffnet.
Flächenansicht.
 - D Spaltöffnungsapparat mit papillös vorgewöl-
bten Innenwänden der Nachbarzellen.
Flächenansicht.

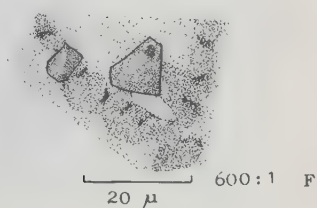
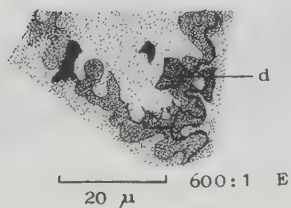
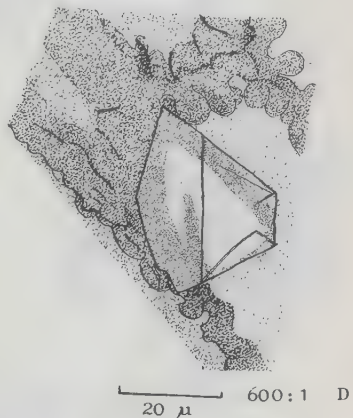
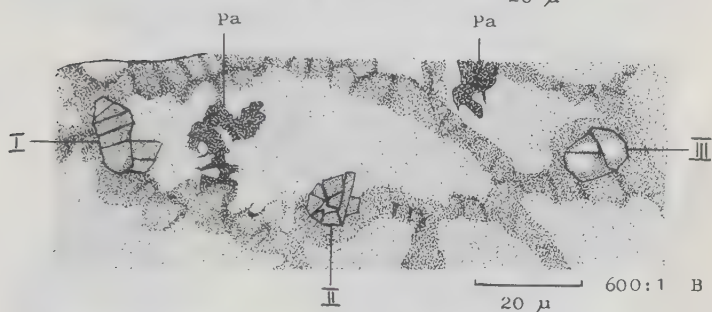
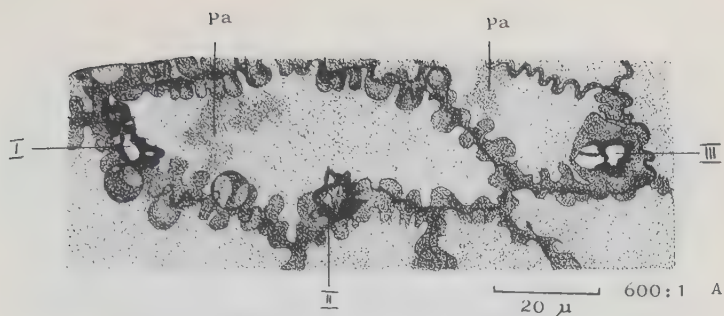
- Tafel I : Fig. 1 Lepidopteris stormbergensis
Teil der Rhachis mit Primärfiedern
(Nr. WR 3),
- Fig. 2 Stück aus dem Basalteil eines Wedels,
Rhachis mit Primärfiedern.
(Nr. WR 1),
- Fig. 3 Fragmente größerer Primärfiedern.
(Nr. xy 18).
- Tafel II. Fig. 1 Dicroidiopsis spinifolia
(Nr. xy 19 a),
- Fig. 2 Dicroidium odontopteroides
(Nr. xy 21 FQ).
- Fig. 3 Dicroidium odontopteroides
(Nr. xy 4 C).
- Tafel III. Fig. 1 Zuberia Feistmanteli
(Nr. xy 21 C).
- Fig. 2 Czekanowskia spec.
(Nr. xy 8),
- Fig. 3 Zuberia superba
(Nr. xy 4 B).
- Fig. 4 Zuberia superba
(Nr. xy 21 E),
- Fig. 5 Xylopteris elongata
(Nr. UK 16).
- Tafel IV. Fig. 1 Dicroidiopsis incisa
Spaltöffnungsapparat in Aufsicht.
(Nr. UK 15).
- Fig. 2 Lepidopteris stormbergensis
(Nr. xy 18).
- Fig. 3 Dicroidiopsis spinifolia
(Nr. xy 19 a),
- Fig. 4 Dicroidiopsis spinifolia
(Nr. xy 19 a).
- Fig. 5 Encephalartos altensteinii
Kutikula eines Spaltöffnungs-
apparates. Querschnitt.

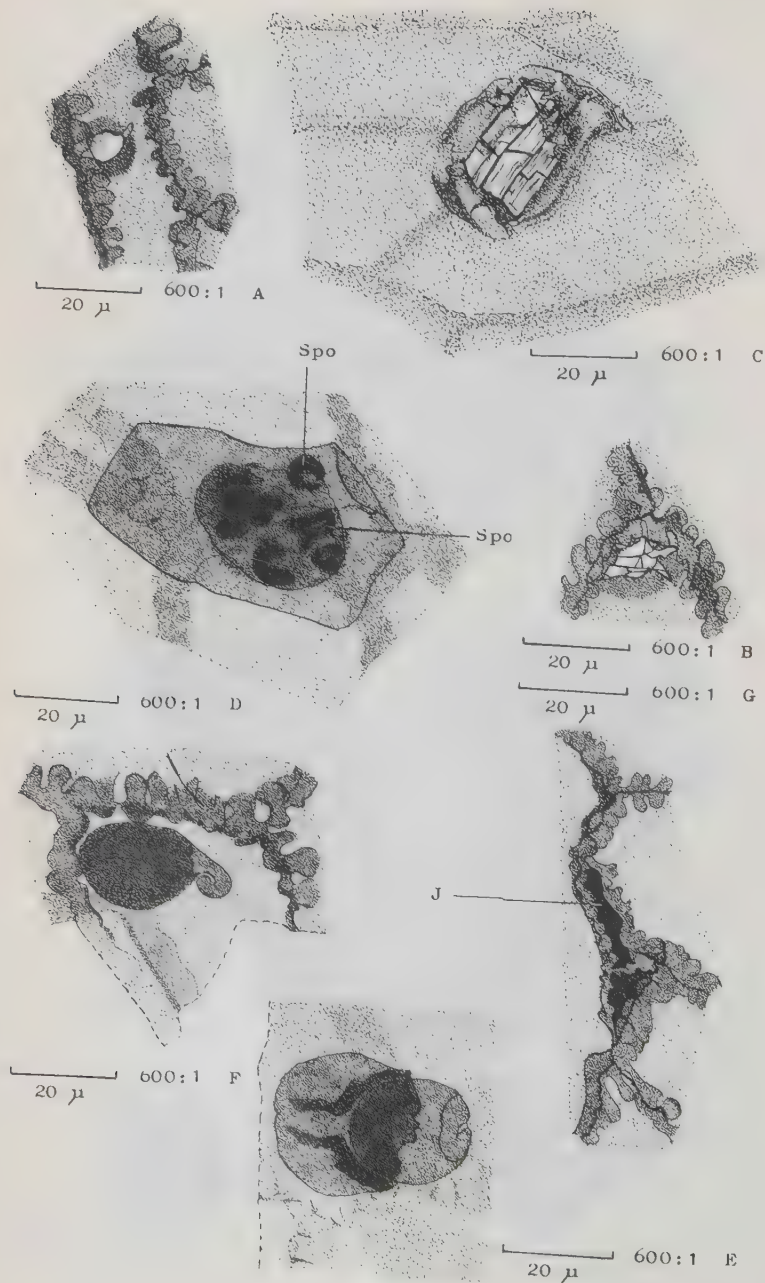
- Tafel V.
- Fig. 1 Xylopteris elongata
Kutikula der Fiederoberseite.
(Nr. xy 13 D).
- Fig. 2 Dicrodiopsis incisa
Der gleiche Spaltöffnungs-
apparat wie auf Abb. 12 E.
- Fig. 3 Cycas revoluta
Kutikula eines Spaltöffnungs-
apparates. Querschnitt.
- Fig. 4 Cycas circinalis
Kutikula eines Spaltöffnungs-
apparates. Querschnitt.
- Fig. 5, 6 Strukturierung der Kutikula
über normalen Epidermiszellen.
(Die Figuren 4 - 6 sind elektronenmikrosko-
pische Aufnahmen).

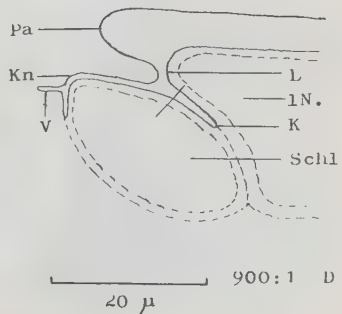
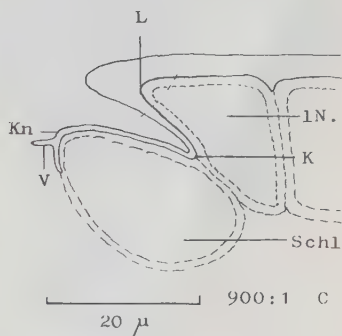
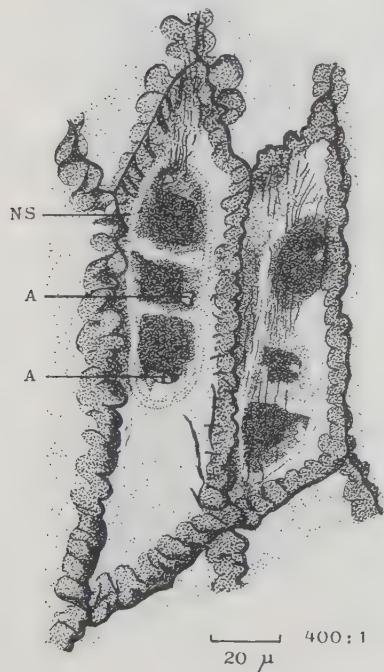
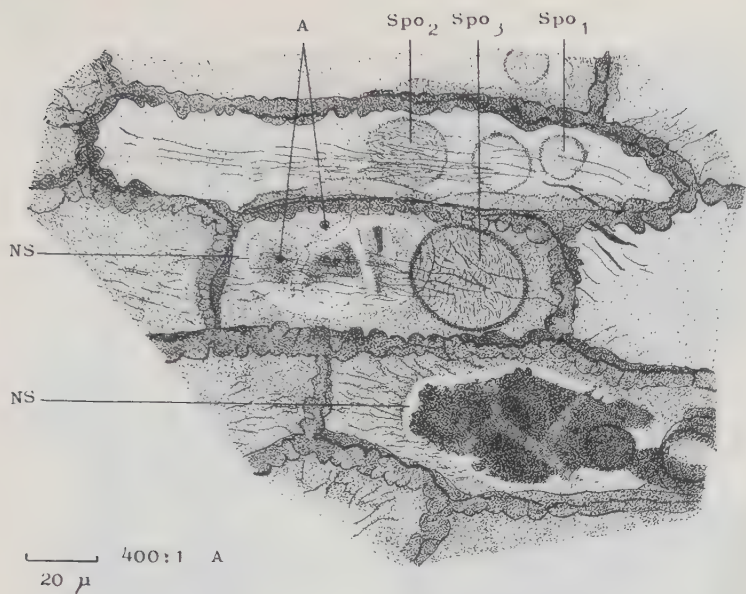
- Tafel VI.
- Cycas circinalis
Elektronenmikroskopische Aufnahmen.
- Fig. 1 Kutikula eines Spaltöffnungs-
apparates, unvollständiger
Querschnitt.
- Fig. 2 Kutinkeil zwischen Schließzelle
und lateraler Nebenzelle, von einem
großen Hohlraum durchbrochen.
- Fig. 3 Kutinkeil von Fig. 2, stark
vergrößert.
- Fig. 4 Kutikulen normaler Epidermiszellen,
Innenseiten schaumig aufgelockert.

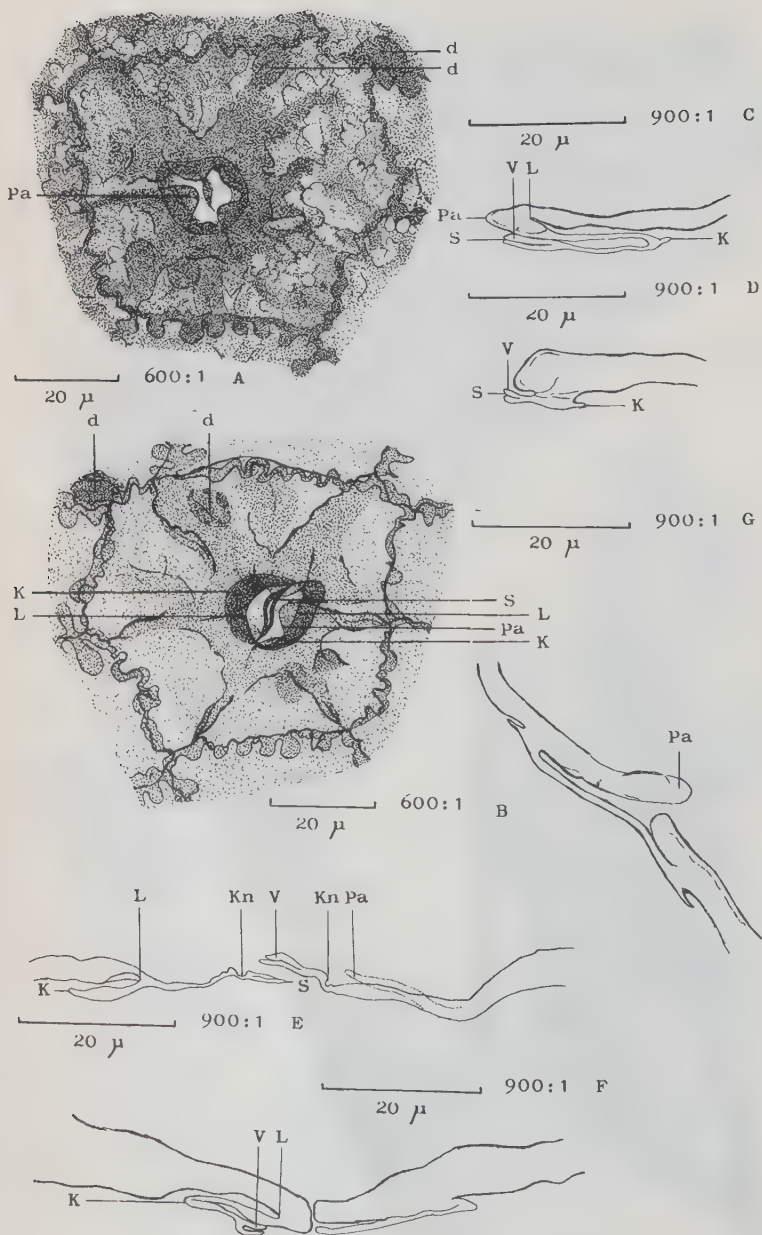












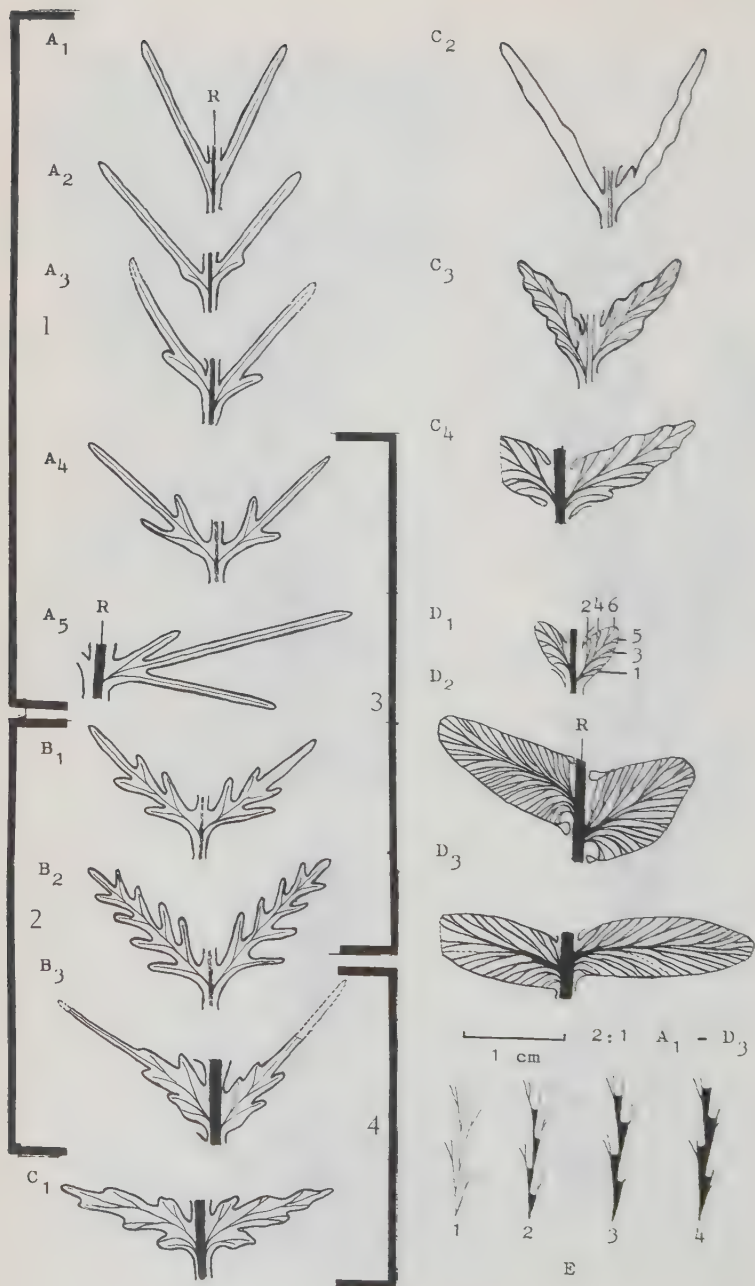
1 cm 2:1 A

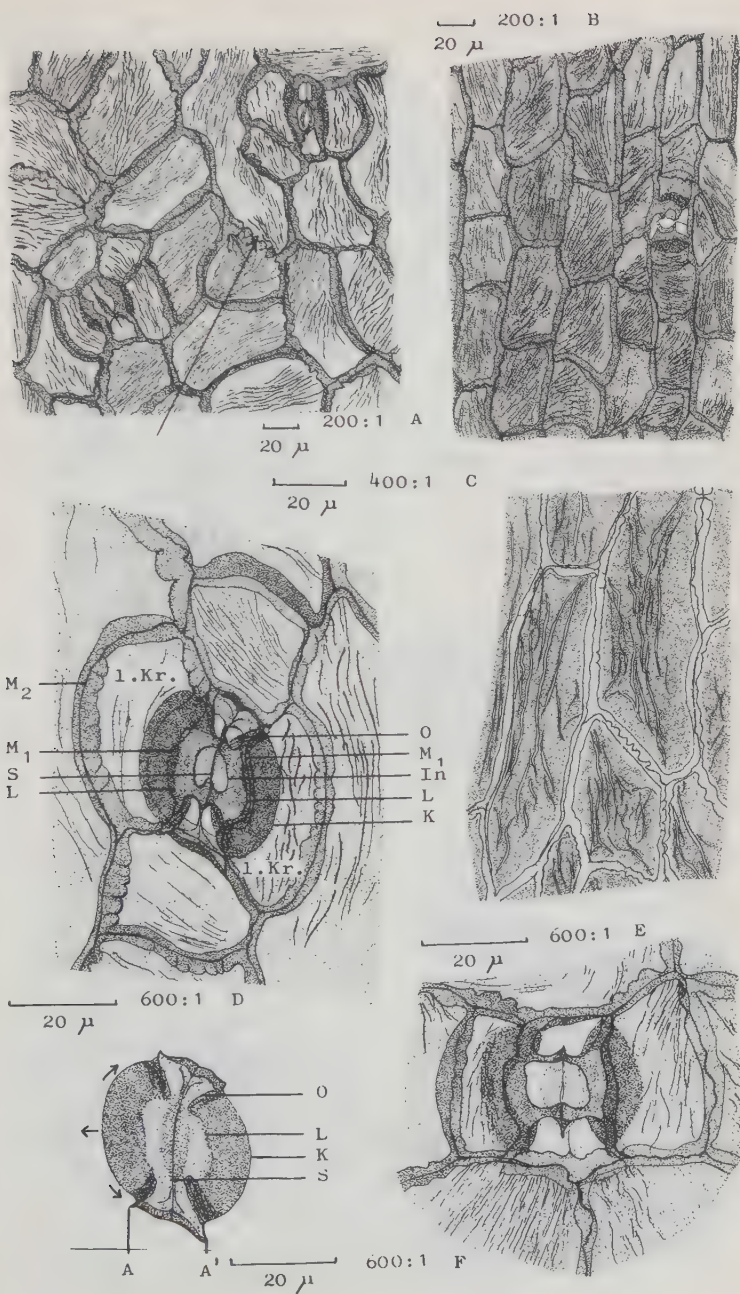
1 cm 2:1 B

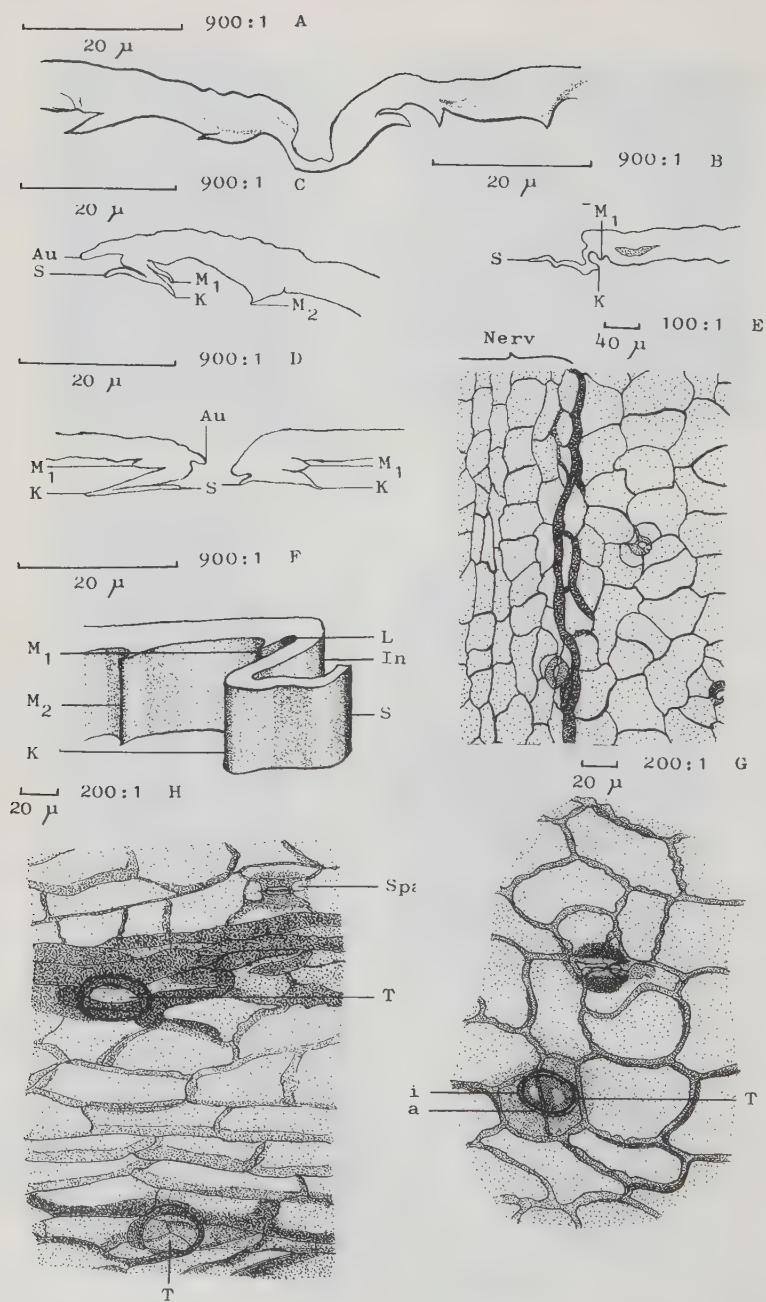


1 cm 2:1 C





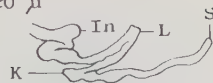




20 μ 600:1 A



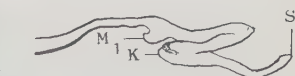
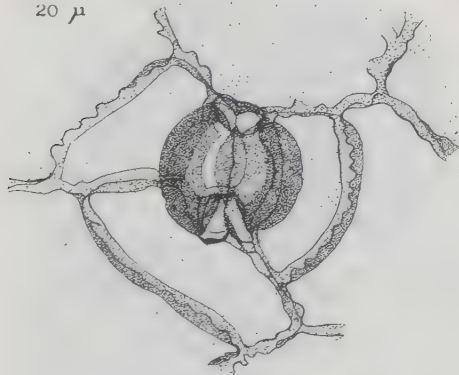
20 μ 900:1 C



20 μ 900:1 D



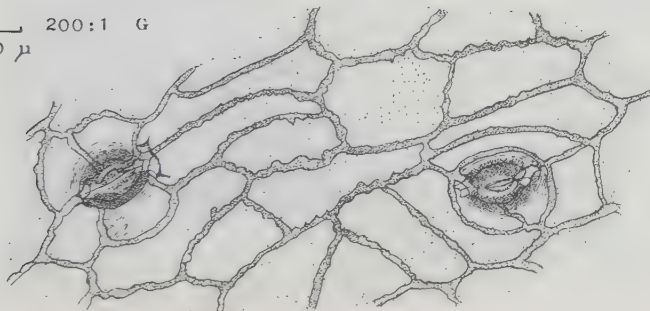
20 μ 600:1 B

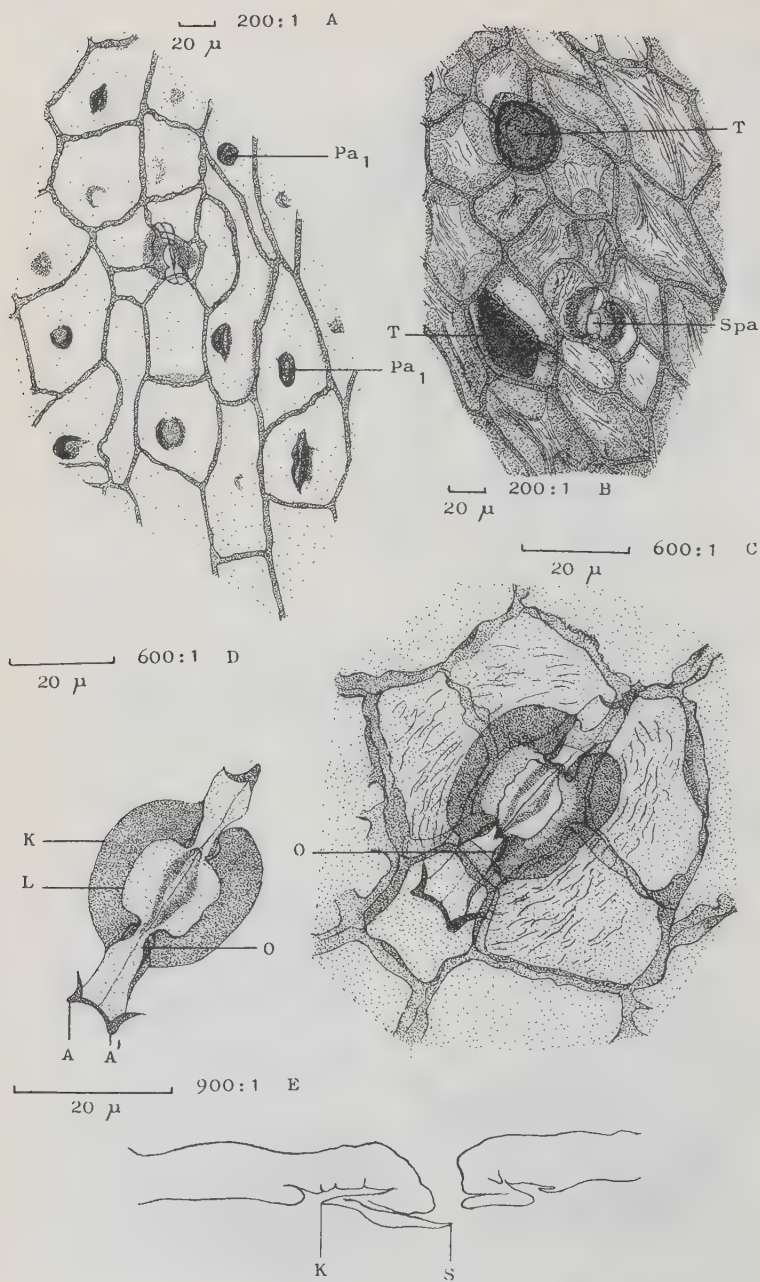


20 μ 900:1 F



20 μ 200:1 G





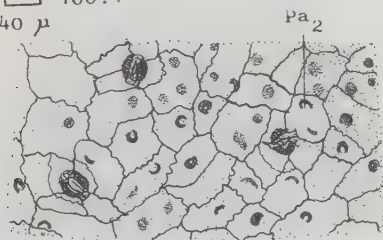
600:1 A
20 μ



200:1 F
20 μ



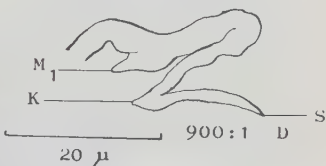
100:1 C
40 μ



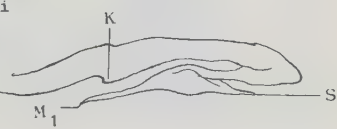
900:1 B
20 μ



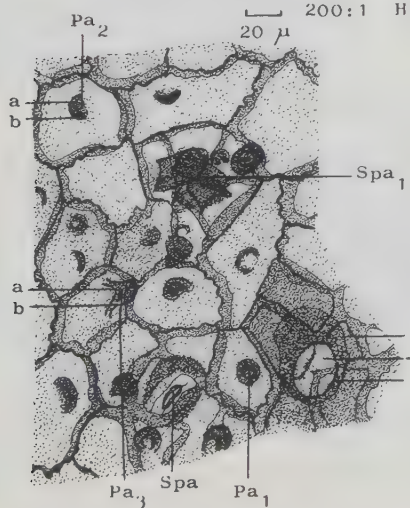
900:1 C
20 μ



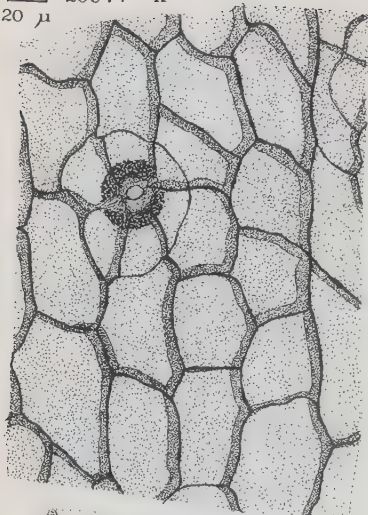
900:1 E
20 μ



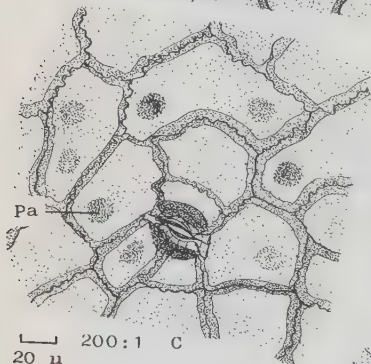
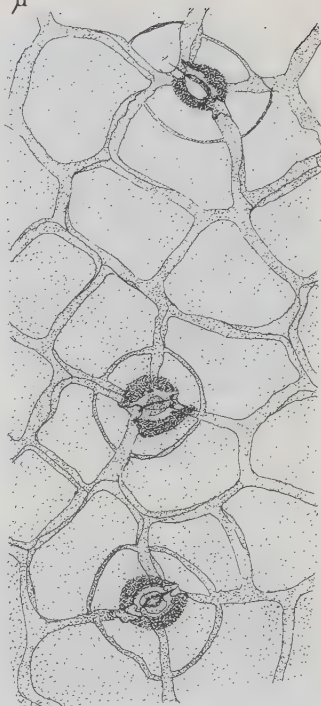
200:1 H
20 μ



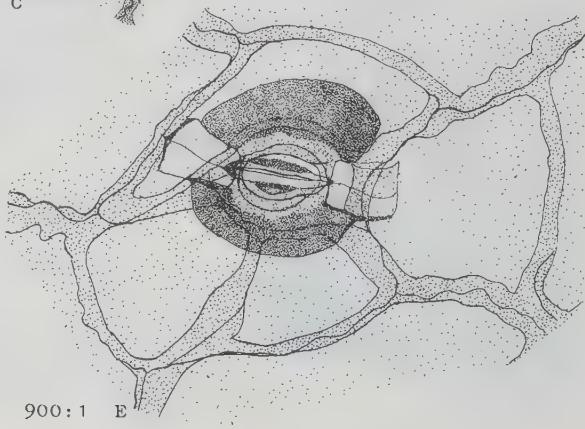
200:1 A
20 μ



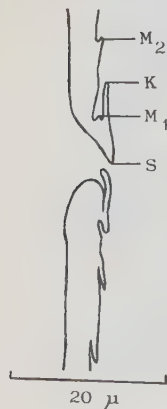
200:1 B
20 μ



600:1 D
20 μ

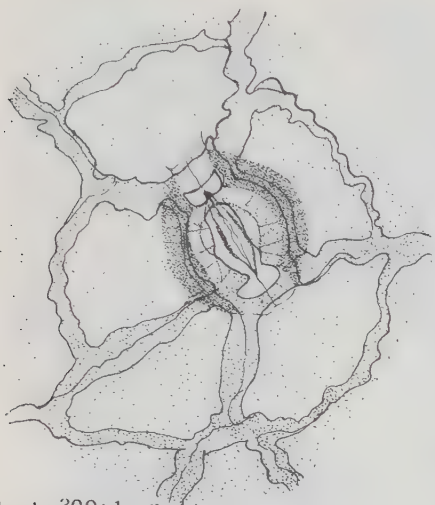


200:1 C
20 μ



900:1 E

600:1 A
20 μ



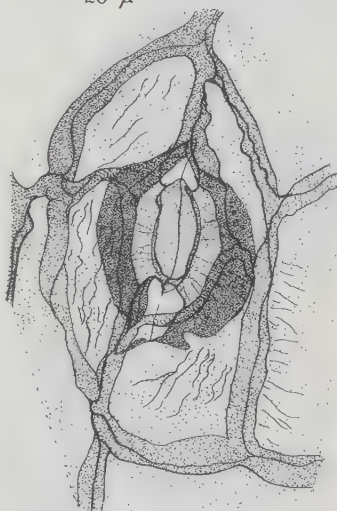
2:1 B
10 000 μ



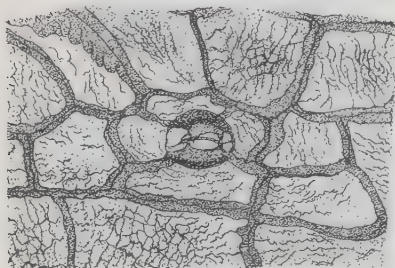
600:1 D
20 μ



600:1 C
20 μ



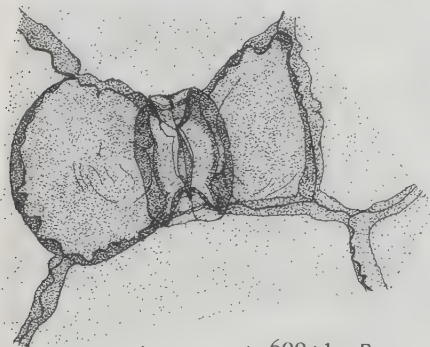
200:1 E
20 μ



2:1 G
10 000 μ

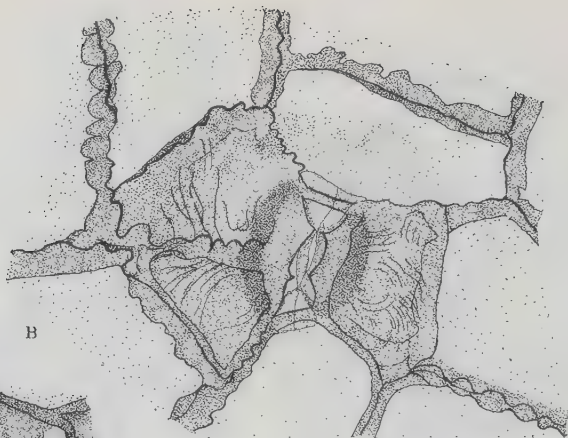


Ra

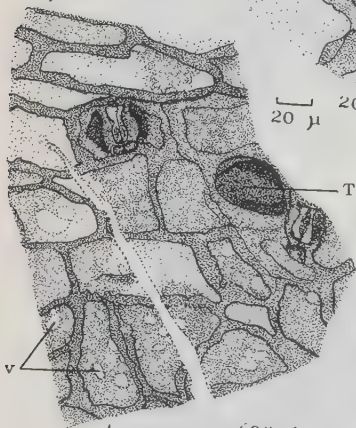


600:1 F
20 μ

600:1 A
20 μ



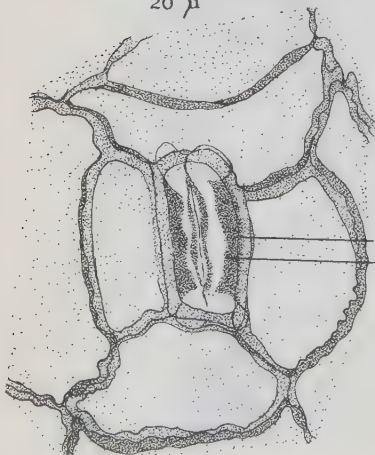
200:1 B
20 μ



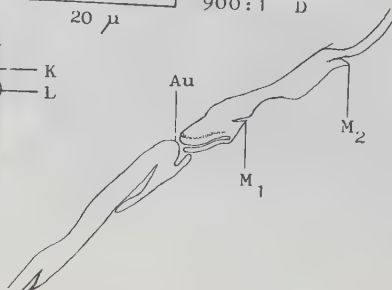
200:1 C
20 μ

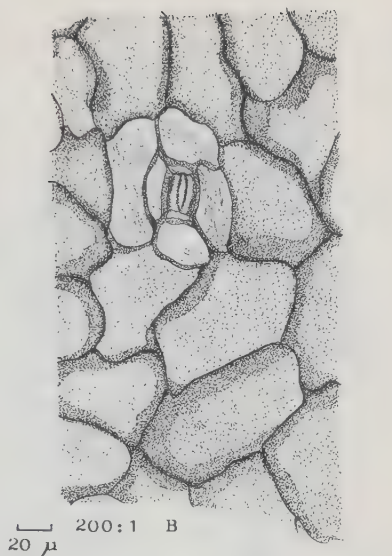
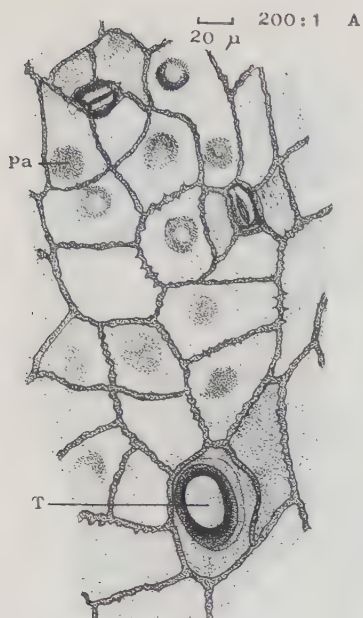


600:1 E
20 μ



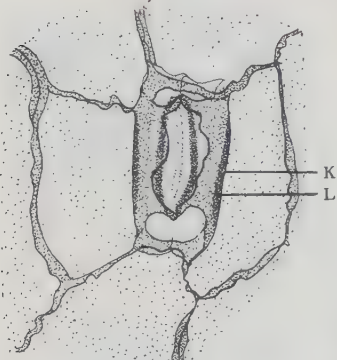
900:1 D
20 μ





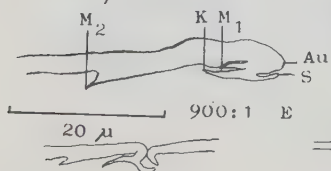
600:1 D

20 μ



900:1 H

20 μ



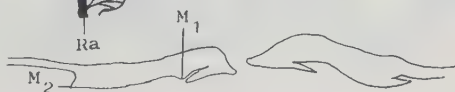
2:1 F

10 000 μ

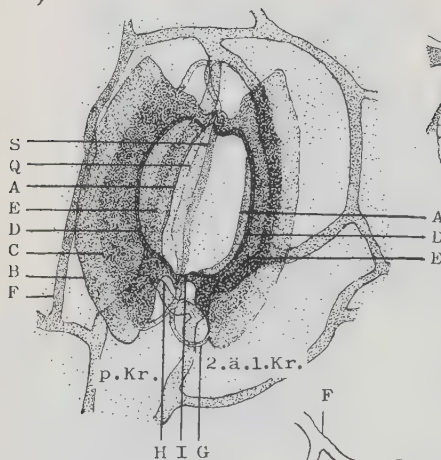


900:1 G

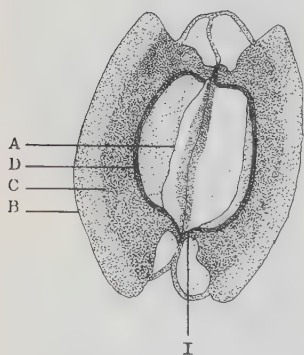
20 μ



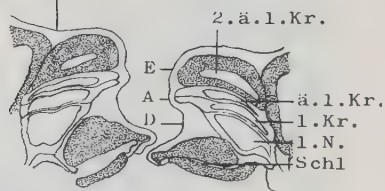
20 μ 600:1 A



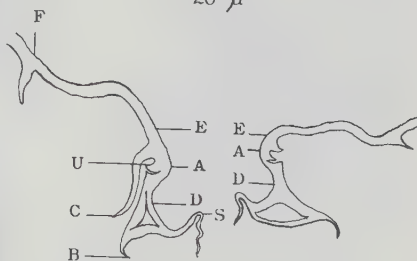
20 μ 600:1 B



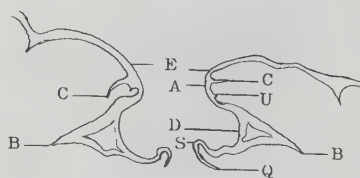
F 20 μ 400:1 C



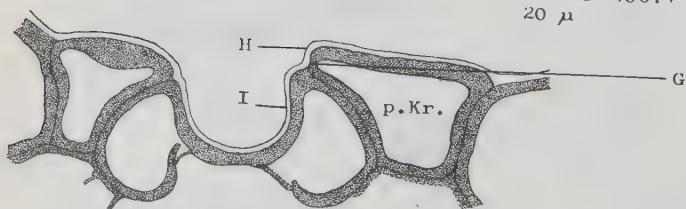
20 μ 600:1 D

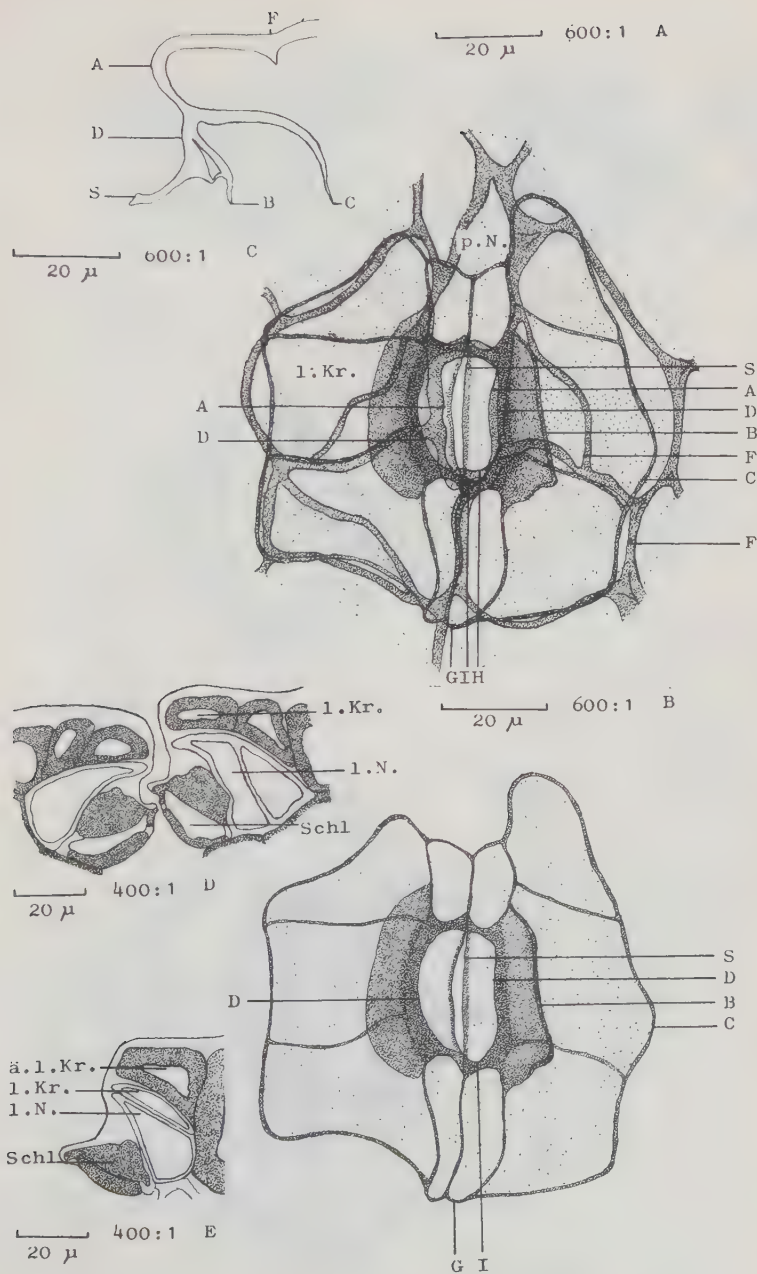


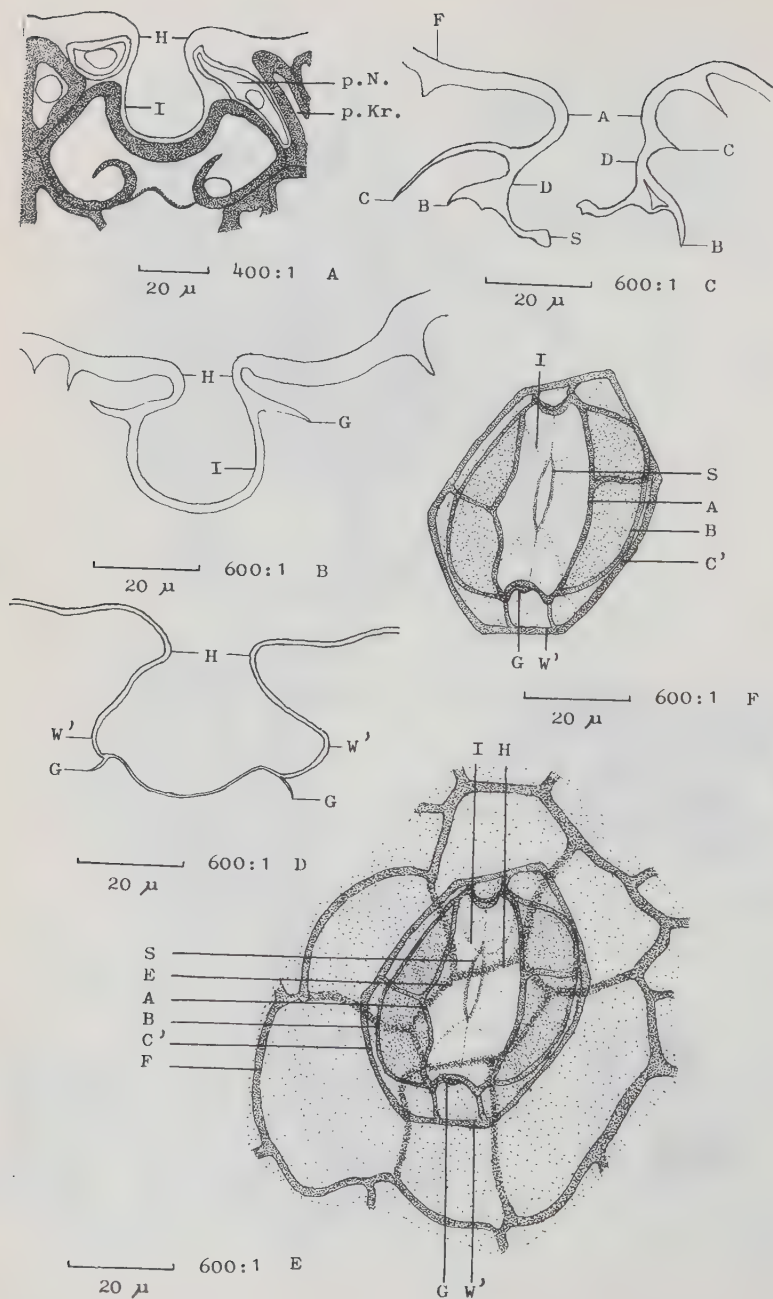
20 μ 600:1 E

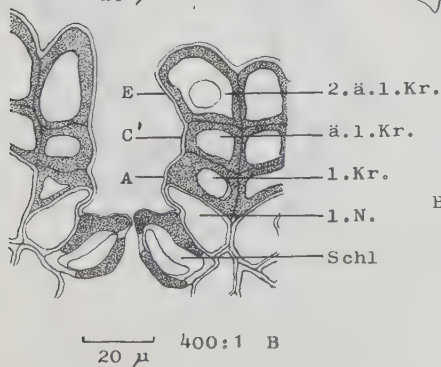
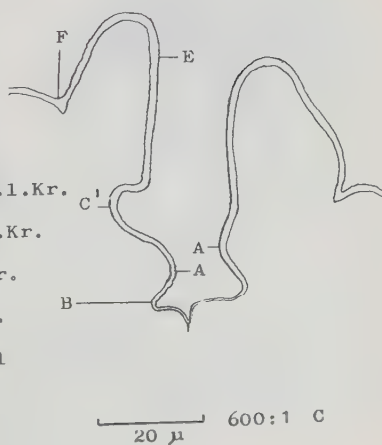
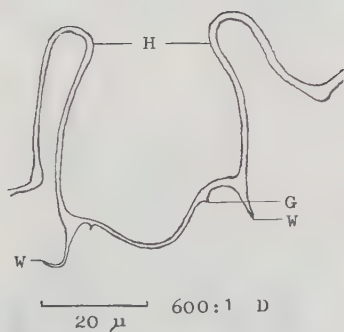
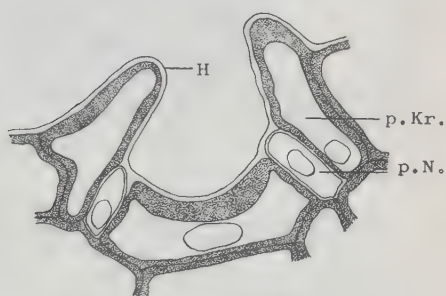
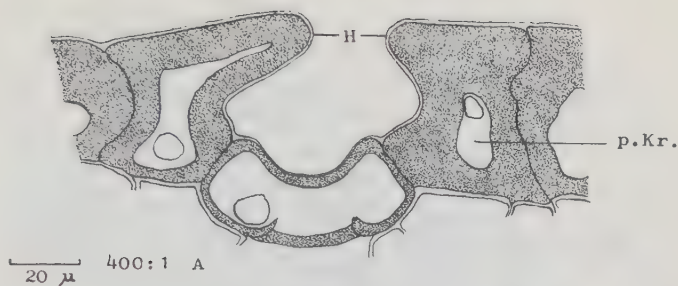


20 μ 400:1 F

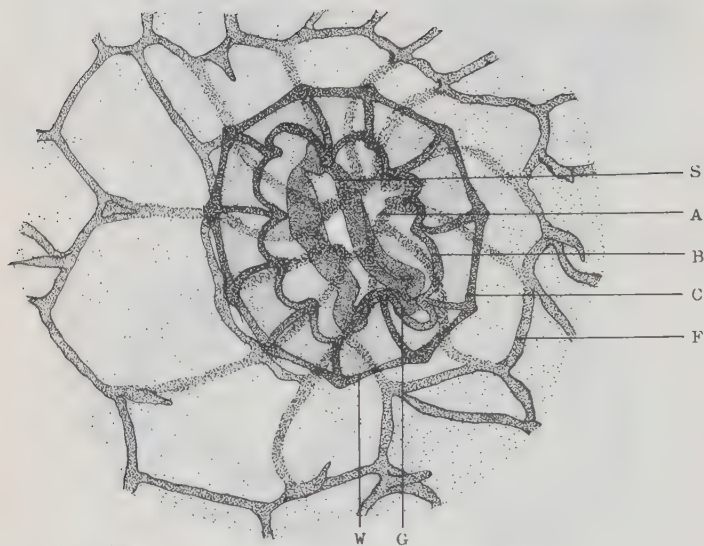




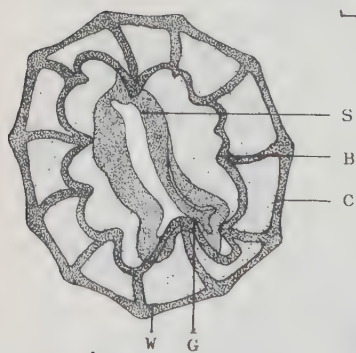




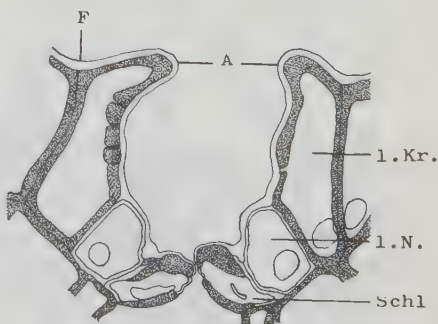
600:1 A
20 μ



600:1 B
20 μ

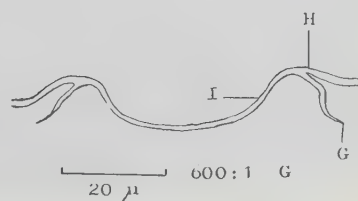
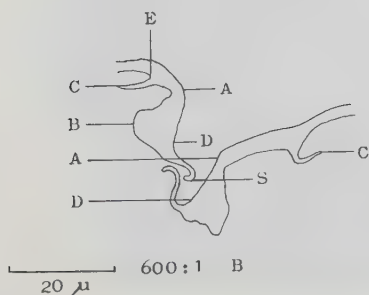
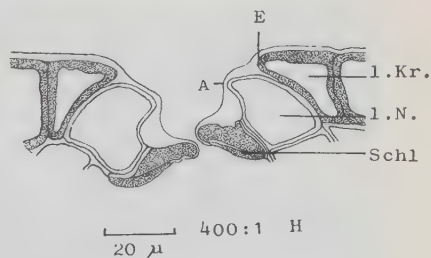
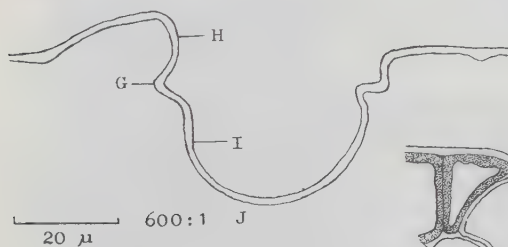
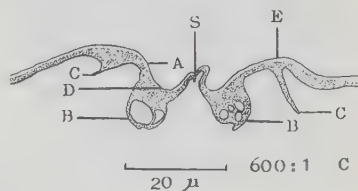
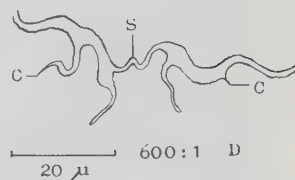
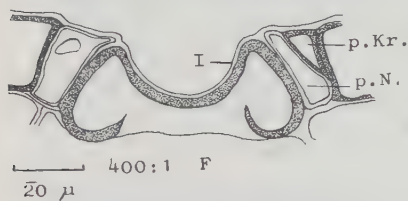
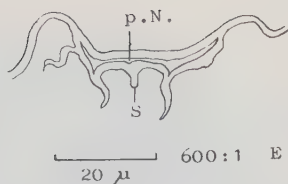
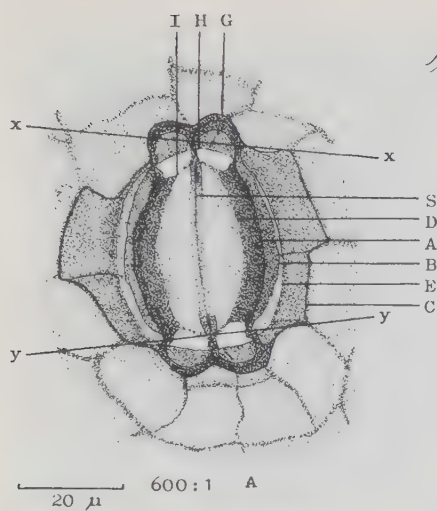


400:1 D
20 μ



600:1 C
20 μ



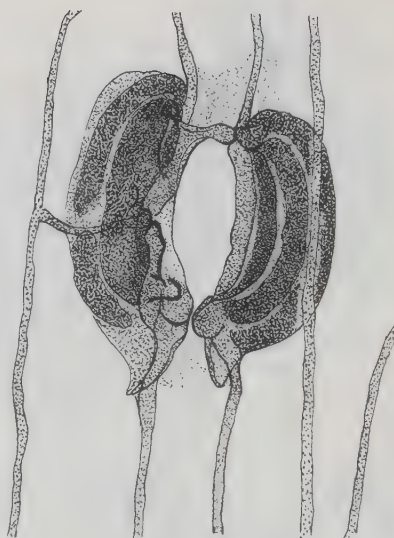




200:1 A
20 μ



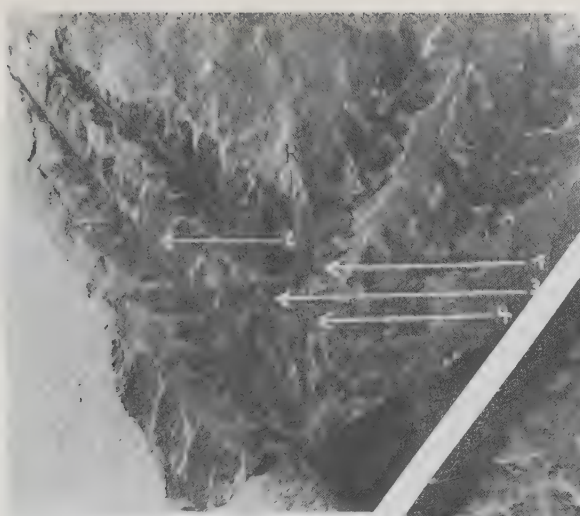
16:1 B
500 μ



600:1 C
20 μ

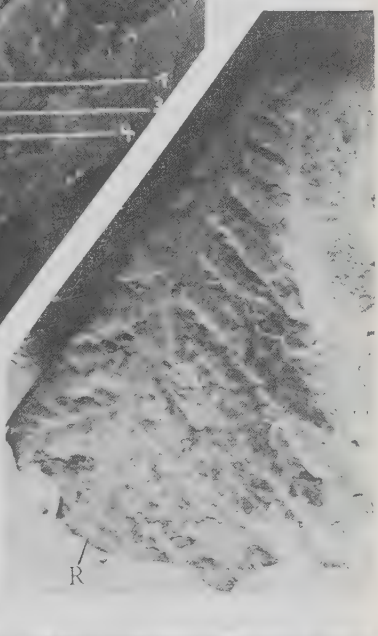


600:1 D
20 μ

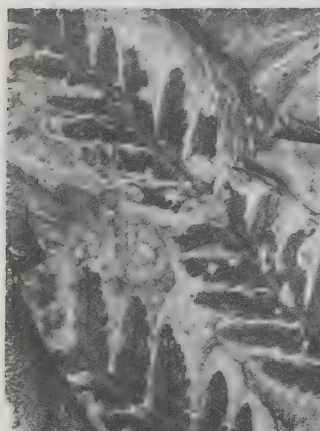


1

2



1 cm 2:1 / 1-3



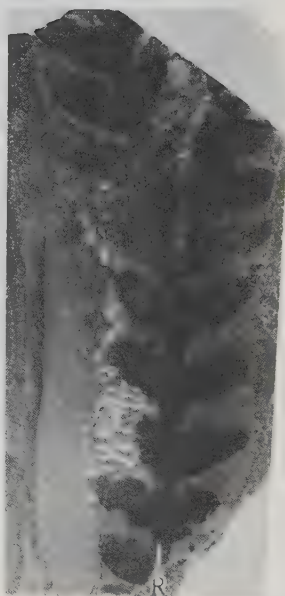
3



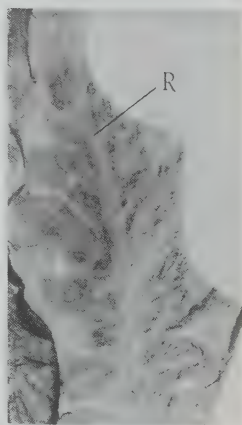


1

1 cm 2:1 / 1-3

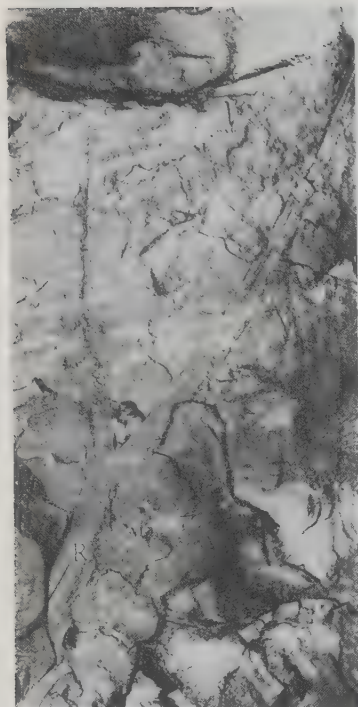


3

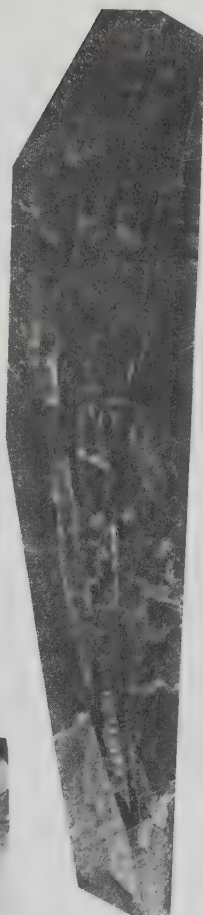


2

1



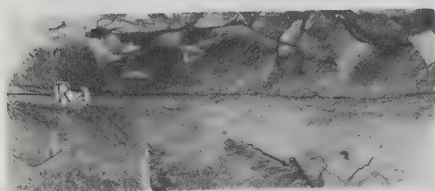
2



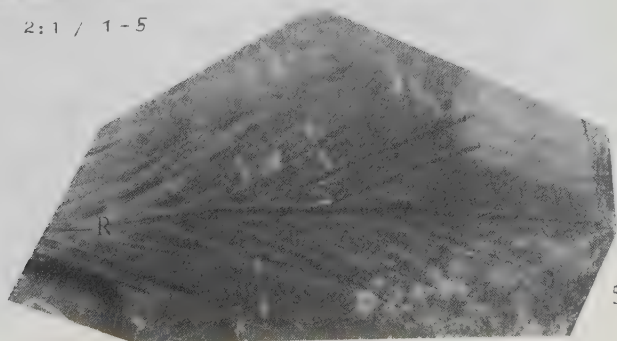
3



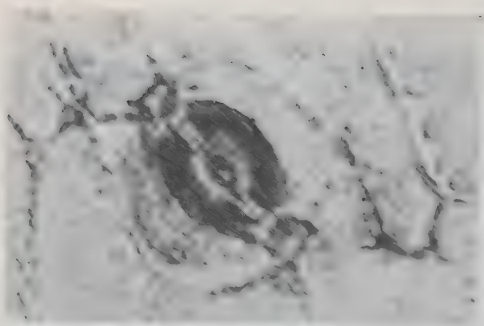
4



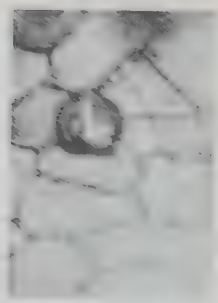
1 cm 2:1 / 1-5



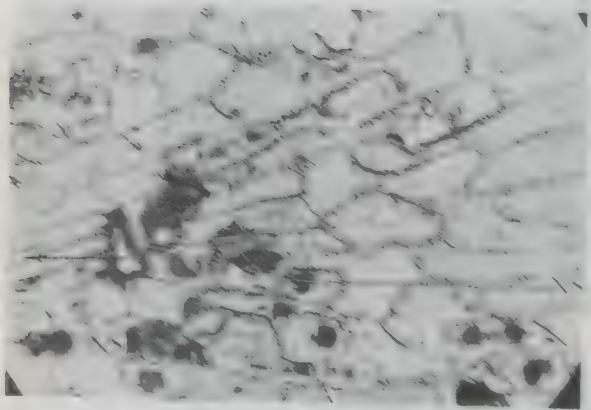
5



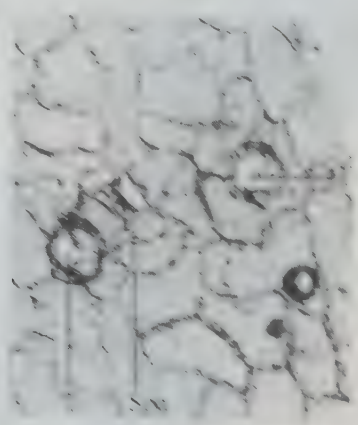
5000x 10000x



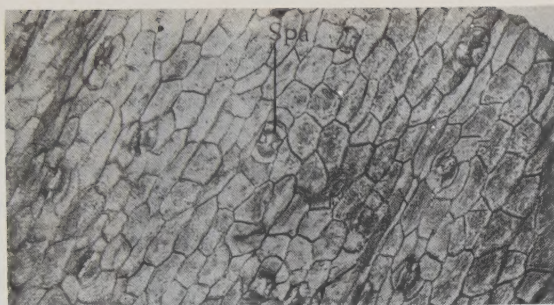
2000x 10000x



2000x 10000x



1



1000:1 / 2
20 μ

100:1 / 1
40 μ



5

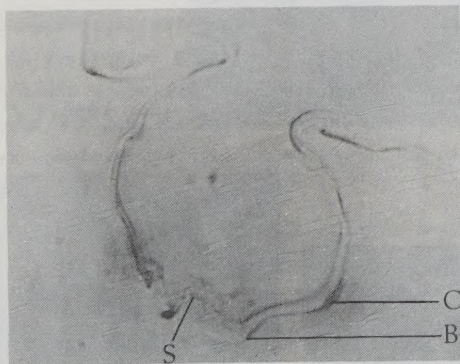
2



600:1 / 3
20 μ

7600:1 / 5
2 μ

3

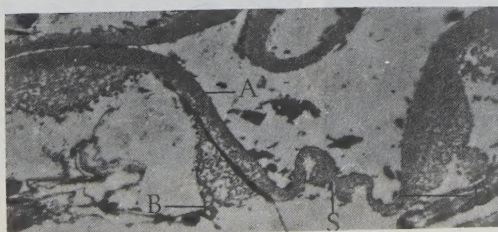


7600:1 / 6
2 μ

6



4



1650:1 / 4
10 μ

